

Tartu Ülikool
Loodus- ja täppiseaduste valdkond
Ökoloogia ja maateaduste instituut
Geoloogia osakond

Vormsi lademe ostrakoodide morfoloogia fatsiaalsel gradiendil

Magistritöö (30 EAP)

Stefi Guitor

Juhendaja: Tõnu Meidla, Ph.D.

Tartu 2019

Vormsi lademe ostrakoodide morfoloogia fatsiaalsel gradiendil

Ostrakoodide morfoloogiliste tunnuste muutuseid Ordoviitsiumi šelfimeres ei ole varem analüüsitud ning ei ole teada tunnuseid, mille ehituse alusel saaks eluviisi ja elukeskkonna kohta teha olulisi järeldusi. Käesolev töö rakendab Eesti unikaalseid kollekttsioone ostrakoodide koja morfoloogia muutuste analüüsimiseks fatsiaalse gradiendi suunal, võttes aluseks varem avaldatud andmed nende levikust Vormsi lademes. Esmakordselt analüüsitakse kvantitatiivselt ostrakoodide koja ümaruse, kontuuri, kumeruse ja ogalisuse ning paleokopiidide dimorfismi ja keskvaio muutuseid fatsiaalsel gradiendil. Lisaks analüüsitakse koja pinna skulptuuri ja ornamentika muutuseid profiilil ning avaldatakse isendite arvu arvestav taksonoomiline jaotus. Fatsiaalsel gradiendil ilmnevad selged trendid taksonoomilises jaotuses ja morfoloogiliste tunnuste muutustes ning mõned neist ei ole varasemate teadmistega kooskõlas.

Märksõnad: paleontoloogia, paleoökoloogia, Ordoviitsium, Eesti

CERS kood: B330 Paleozoologia, fülogenees

Morphology of ostracodes of the Vormsi stage along the facies gradient

Changes in the morphological features of ostracods in the Ordovician shelf basin have never been analysed, and there are no known features which could refer to their lifestyle and living environment. Based on previously published data on the distribution of ostracods in the Vormsi stage, the present work applies the unique Estonian collections to analyse changes in the morphology of ostracode carapaces along the facies gradient. For the first time, changes in the roundness, shape, convexity, and spinosity of the ostracode carapace, paleocope dimorphism and morphology of the main sulcus of paleocopes are analysed quantitatively along facies gradient. In addition, changes in the sculpture and ornamentation of the valve surface along the facies gradient are analysed and taxonomic distribution of ostracods, based on the number of individuals, is published. Several clear trends in the taxonomic distribution are revealed and changes in morphological characteristics along the facies gradient described, some of them being inconsistent with previous knowledge.

Keywords: palaeontology, palaeoecology, Ordovician, Estonia

CERS code: B330 Palaeozoology, phylogeny

Sisukord

1.	Sissejuhatus.....	5
2.	Ostrakoodid.....	7
2.1.	Koja morfoloogia.....	7
2.2.	Lühiülevaade süstemaatikast	8
2.3.	Ökoloogia	9
3.	Vormsi lade.....	11
3.1.	Kõrgessaare kihistu.....	14
3.2.	Tudulinna kihistu.....	14
3.3.	Fjäcka kihistu.....	15
3.4.	Kaasnev fauna.....	15
3.5.	Fatsiaalne kontekst	16
4.	Materjal ja meetodid	18
4.1.	Morfoloogiliste tunnuste valik.....	22
5.	Ostrakoodide süstemaatilise koosseisu ja morfoloogia muutused fatsiaalsel profiilil.....	24
5.1.	Liikide jaotus kõrgemate taksonite vahel	24
5.2.	Mitmekesisus profiilil.....	27
5.3.	Taksonoomilised muutused profiilil	28
5.4.	Kvantitatiivsete tunnuste muutused profiilil.....	31
5.5.	Kvalitatiivsete tunnuste muutused profiilil.....	32
6.	Arutelu	40
7.	Kokkuvõte.....	45
8.	Morphology of ostracodes of the Vormsi stage along the facies gradient.....	47
9.	Viited.....	50
10.	Elektroonilised materjalid	54
11.	Lisa. Analüüsitud liikide süstemaatika.....	55

1. Sissejuhatus

Ordoviitsiumi ajastu maailm koosnes Gondwana superkontinendist ning Laurentia, Siberi ja Baltika kontinendist ning neist ümbritsevast ookeanist. Panthalassia ookean kattis üle poole planeedist ja epikontinentaalsed mered moodustasid Maa pinnast suurema osa kui ühelgi teisel ajastul ning see oli eelduseks ulatuslikule karbonaatsele settimisele. Atmosfääri tänapäevast oluliselt madalam hapnikusisaldus (Munnecke et al., 2010) soodustas anoksilise keskkonna kujunemist ookeani süvakihtides ning lõi sellega eelduse šelfifaunade bioprovintsiaalsuse tekkele. Muuhulgas liikus Baltika kontinent kõrgetelt laiuskraadidelt madalatele, mis põhjustas siinsetel aladel parasvöötmealiste liikide asendumise soojalembelisematega. Ordoviitsiumi jooksul tegi floora ja fauna kogu maailmas läbi suure muutuse ning Eesti ala on üks sellistest piirkondadest, kus tollane elustik on hästi säilinud ja põhjalikult uuritud. Tuleb siiski tõdeda, et paljudel Paleosoikumi organismirühmadel puuduvad kaasaegsed esindajad ning vaatamata heale uuritusele ei ole nende morfoloogia seosed keskkonnaga piisavalt tuntud.

Paleosoikumi merede põhjaelustiku väga olulise osa moodustas ostrakoodide klass, mille roll ja osakaal oli tollal tänapäevaga võrreldes oluliselt suurem (Sepkoski, 1981). Ostrakoodid kui mitmekesine ja laialt levinud mikrofossiilide rühm on leidnud kasutust nii regionaalses biostratigraafias (Meidla, 1996; Sarv and Meidla, 1984; Sarv, 1959) kui paleogeograafilistes uuringutes (Schallreuter et al., 1996; Williams et al., 2003). Need keskkonnatundlikud organismid moodustasid meredes selgeid assotsiatsioone (Meidla, 1996), mis aitavad interpreteerida paleokeskkonda – eeldusel, et üldistatakse ulatuslikel kollektsioonidel põhinevaid andmeid. Devonist on kirjeldatud nn. ostrakoodide ökotüübid, mis üldistavad taksonite levikut erinevates hüdrodünaamilistes tingimustes ja sügavustes (Becker, 2000; Bretsky and Lorenz, 1970). Ordoviitsiumist on tehtud kindlaks faunade selged taksonoomilise koosseisu erinevused eri tüüpi settekeskkondades – karbonaatsetes ja purdsetetes (Vannier et al., 1989), kuid morfoloogiliste tunnuste muutuseid šelfialal ei ole analüüsitud ning ei ole teada tunnuseid, mille ehituse alusel saaks eluviisi ja elukeskkonna kohta teha olulisi ja ühemõttelisi järeldusi. Vara-Paleosoikumi ostrakoodide morfoloogia interpreteerimise aluseks on siiani suuresti 20. sajandi keskpaigas läbi viidud uurimused (nt. Henningsmoen, 1965) ning morfoloogiliste tunnuste seoseid keskkonnaga kirjeldab vaid mõni üsna vabalt üldistav, tugeva analüütilise toeta töö (nt. Becker, 2005; Benson, 1961).

Baltoskandia Ordoviitsiumi ostrakoodid on ühed põhjalikumalt uuritud ostrakoodifaunadest maailmas (Jaanusson, 1957; Sarv, 1959) ning see mikrofossiilide grupp on Eesti Ordoviitsiumi kivimites erakordselt rohke ja mitmekesine (Meidla, 1996). Seetõttu on just see piirkond oma rikkaliku materjaliga sobiv selleks, et analüüsida ostrakoodide morfoloogia muutusi sõltuvalt keskkonnast, lootuses selgitada üldisemaid seoseid morfoloogia ja keskkonnaparameetrite vahel

Erinevatesse süstemaatilistesse rühmadesse kuuluvate ostrakoodide kodade morfoloogia ja neis esinevad struktuurid võivad varieeruda väga laiades piirides. Eeldusel, et keskkond on loodusliku valiku ja evolutsiooni peamine tegur, peaks olema korrelatsioon vähemalt osade morfoloogiliste tunnuste ja keskkonnaparameetrite vahel. Käesoleva töö eesmärgiks on Eesti unikaalsete kollektsioonide rakendamine ostrakoodide morfoloogia muutuste analüüsimiseks fatsiaalse gradiendi suunal, võttes aluseks varem avaldatud andmed ostrakoodide levikust Vormsi lademes.

2. Ostrakoodid

Ostrakoodide ehk karpvähiliste vanim leid on teada Argentiina Alam-Ordoviitsiumist (Salas et al., 2007). Varaseimad ostrakoodid Baltoskandia paleobasseinist on veidi nooremad (Tinn and Meidla, 2004). Selle klassi esindajad on levinud ka tänapäeval. Ostrakoode peetakse ülekaalukalt kõige enamlevinud fossiilseks grupiks vähilaadsete alamhõimkonnas (Siveter, 2008; Williams et al., 2008). Tegemist on väikeste veelise eluviisiga loomadega, kelle keha on suletud kahepoolmelisse kaltsiitsesse kotta. Üldise arvamuse kohaselt olid Ordoviitsiumi ostrakoodid eranditult bentilise või nektobentilise (põhja lähedal lühemaid distantse ujuva) eluviisiga. Loom kestub ontogeneesi jooksul kuni 9 korda (Kesling, 1951) ning harilikult hülgab vana koja, kuid leidub ka liike, kelle uus koda tsementeerub vana külge. Iga kestumisega muutub koda nii kujult kui struktuurilt ning isendi täiskasvanuks saades võib mõnedes gruppides ilmned a sooline dimorfism.

2.1. Koja morfoloogia

Ostrakoodide kaltsiitse koja moodustavad kaks poolet, mis on enamuses gruppides sarnased, kuid mitte alati identsed. Poolmed võivad olla ühe- või erisuurused. Poolmete ebavõrdsus väljendub tihti ühe poolme servaosa kattumises teise poolme servaga, millel võib esineda ka eenduv osa ("bow-shaped projection" – Schallreuter, 1968). Kattumine võib ilmned a kogu poolme serva ulatuses või ainult osaliselt. Poolmed on omavahel elastse sideme ehk ligamendiga dorsaalselt ühendatud. Ostrakoodide suurus on varieeruv, kuid enamasti jääb retsentsete liikide puhul 0,7 – 0,8 mm piiresse (Benson, 1961).

Ostrakoodide väliskuju on külgvaates ovaalne, ümmargune, elliptiline või kolmnurkne, kuid leidub ka nelinurkseid ja trapetsikujuliste poolmetega liike. Koja dorsaalne äär on kumer või sirge ning ventraalne osa kumer, sirge või nõgus. Koja eesmine ja tagumine ots on tavaliselt ümarad, kuid esineb ka piklikke ogaliste või teritunud otstega vorme. Koja suurima kõrguse asend poolme pikkuse suhtes määrab, kas tegu on prepleetse (maksimaalne poolme kõrgus on koja eesmises osas), ampleetse (maksimaalne poolme kõrgus on koja keskel) või postpleetse (maksimaalne poolme kõrgus koja on tagumises osas) liigiga. Paleosoikumi ostrakoodid on harilikult prepleetse või ampleetse kojaga. Poolmed võivad olla liigestatud vagude ja loobustega. Olulisim on nn. keskvagu (sageli tähistatud "S2") koja keskosas, sest sellesse piirkonda kinnitub koja sisepinnale sulgurlihas. Ventraalses osas võib poolmetel esineda

mitmesuguseid eenduvald struktuure. Koja pind võib olla sile või erinevalt ornameenteeritud ning sellel võib esineda ogasid.

Kui esineb sooline dimorfism, on see üldjuhul väljendunud nn. heteromorfide (keda üldjuhul peetakse emasisenditeks) koja lokaalse pundumisena (nn. domitsiliaarne dimorfism) ja/või erisusega nende adventraalsetes struktuurides (velaarne/histiaalne/lokulaarne dimorfism) võrreldes nn. teknomorfidega (juveniilide ja arvatavasti ka täiskasvanud isaste esindajatega). Domitsiliaarne dimorfism on Vormsi lademe ostrakoodide seas väga haruldane. Täiskasvanud teknomorfide eristamine vanematest juveniilidest võib olla keeruline või sõltuvalt taksonist isegi võimatu ilma ulatusliku morfomeetrilise analüüsita.

2.2. Lühiülevaade süstemaatikast

Käesoleva töö süstemaatiliseks aluseks on seni publitseerimata World Register of Marine Species (WORMS Editorial Board, 2019) trüki avaldamiseks ettevalmistatav süstemaatika, mis integreerib retsentsete ja fossiilsete ostrakoodide klassifikatsiooni (Meidla et al., suuline info). Töös käsitletud liikide taksonoomiline klassifikatsioon on esitatud lisas 1. Järgnevalt on kirjeldatud kollektsioonis esinevate kõrgemate taksonoomiliste gruppide morfoloogilisi tunnuseid (Tinn and Meidla, 2004; Vannier et al., 1989).

Paleokopiinide alamselts on kõige mitmekesisem ja enim levinud ostrakoodide grupp Ordoviitsiumis. Nende koja struktuur varieerub vaotutest üheloobuselistest vormidest neljaloobuselistest vormideni. Koja lateraalsel pinnal kõige levinum ja olulisem struktuur on keskvagu ja selle ees paiknev kühm ning lisaks võivad esineda anterioorne (eesmine) ja posterioorne (tagumine) loobus ning posteroventraalne loobus või kühm. Paleokopiinide kojapoolmed on üldjuhul samasuured ning koja adventraalsed struktuurid on seotud dimorfismiga ja tõenäoliselt ka järglaste eest hoolitsemisega. Domitsiliaarne (domitsiiliumi ehk elukambri proportsioone mõjutav) dimorfism on paleokopiinide seas haruldane.

Binodikopiinide alamseltsi ostrakoodidele on iseloomulikud kaks dorsolateraalset kühmu ning kumer ventrum (ventraalne e. kõhtmine osa). Koja adventraalsed struktuurid ei ole dimorfsed.

Podokopiidide seltsi ostrakoodid on märgatavalt asümmeetriliste poolmetega, sageli suhteliselt lühikese ja ümara kujuga ning sileda kojapinnaga. Vasak ja parem poole võivad mõnedes gruppides olla üsna erinevad ning terveid (kahepoolmelisi) kodasid leidmata võib

olla raske seostada erinevaid poolmeid sama liigiga. Dimorfismi Ordoviitsiumist üldjuhul ei kirjeldata, ehkki retsentsetel on see sageli olemas.

Leiokopiidide seltsi ostrakoodid on ümara kujuga ning ebavõrdsete või asümmeetriliste poolmetega ja lühikese lukujoonega. Leiokopiididel ei ole dimorfismi kirjeldatud.

Eridostrakiidide seltsi kuulub kollektsioonist vaid *Cryptophyllus gutta*, kelle kotal puuduvad loobused ja dimorfsed struktuurid. Eridostrakiididele on omane eelmise kasvustadiumi poolmete tsementeerumine uue kotal poolmete külge, mille tulemusena tekib unikaalse ehitusega multilamellaarne poole – nähtus, mille esinemine teistes ostrakoodirühmades on väga harv ja juhuslik.

Vannier ja tema kaasautorite (Vannier et al., 1989) järgi domineerivad Baltoskandia Ordoviitsiumi ladestus paleokopiinid ja binodikopiinid. Ülem-Ordoviitsiumi ladestiku ülemises osas on paleokopiine 40%, binodikopiine 21%, podokopiide 12% ning leiokopiide 1% analüüsitud ostrakoodidest. Paleokopiinide sugukondi kirjeldati 10 ning binodikopiinide sugukondi 6 (suhe 2:1). Meidla (1996) leidis, et Vormsi lademes on paleokopiine 41%, binodikopiine 8%, podokopiide 34% ning leiokopiide 5% analüüsitud ostrakoodidest. Podokopiidide ohtrust ning mitmekesisust seostati Baltika paleokontinendi liikumisega madalatele laiuskraadidele.

2.3. Ökoloogia

Vara-Paleosoikumi ostrakoodide kui zoobentose levik sõltus märkimisväärselt settekeskkonnast. Täna leiame nende kivistisi enim lubjakivides, nende savikamates vahekihtides ning merglites. Mustades kiltades ja savikivimites on ostrakoodide leiud harvemad, evaporitides ja liivakivides pigem haruldased. Paleosoikumi ostrakoodide paleoökoloogia interpretatsioon põhineb võrdlustel tänapäevaste liikidega, seoste analüüsil teiste, teadaolevate keskkonnaeelistutega fossiilirühmade levikuga ning teoreetilistel kaalutlustel (nt. Benson, 1961), mis on enam või vähem spekulatiivsed.

Analoogia põhjal on arvatud, et kodade kuju, kaal, paksus, vastupidavus ja lukujoone iseloom sõltub nii infauna kui ka epifauna puhul substraadist (Benson, 1961). Enamike epifauna liikide kotal on tugevasti ornamenteeritud ning paksude ja tugevate poolmetega ning lameda ventrumiga. Leidub liike, mille eenduvad ventraalsed osad on kiilukujulised, arvatavalt selleks, et toetada looma pehmetel setetel lebades. Liigid, mis asustavad jämedateralisema

settematerjaliga merepõhja alasid, kipuvad olema võrkja või ogalise kojapinnaga, sest jämedakoelisem lateraalpind arvatavalt tugevdab koda ning kaitseb looma mehaaniliste mõjutuste eest. Samuti on väidetud, et pehme sette sees elavate (infauna koosseisu kuuluvate) ostrakoodide kojad on harilikult siledapinnalised ning piklikud. Need vähesed loomad, kes elavad jämedateralises settes, on väga väikesed, lühikesed ja harilikult robustse/massiivse kojaga (Benson, 1961).

Kesk-Devonist kirjeldatud madalaveeliste biotoopide ostrakoodide ökotüüpide (Becker, 1971; Struve, 1963, 1961) iseloomustuse järgi domineerivad šelfiprofilil rifitagusel alal keskmise suurusega skulptureeritud kojaga liigid ning rifiesisel alal suured sileda kojaga liigid. Liikide arv rifiesisel alal on madalam kui rifitagusel alal. Sügavaveelisemates piirkondades levivad väikesed sileda kojaga liigid ning diversiteet on oluliselt suurem kui kaldalähedastes piirkondades.

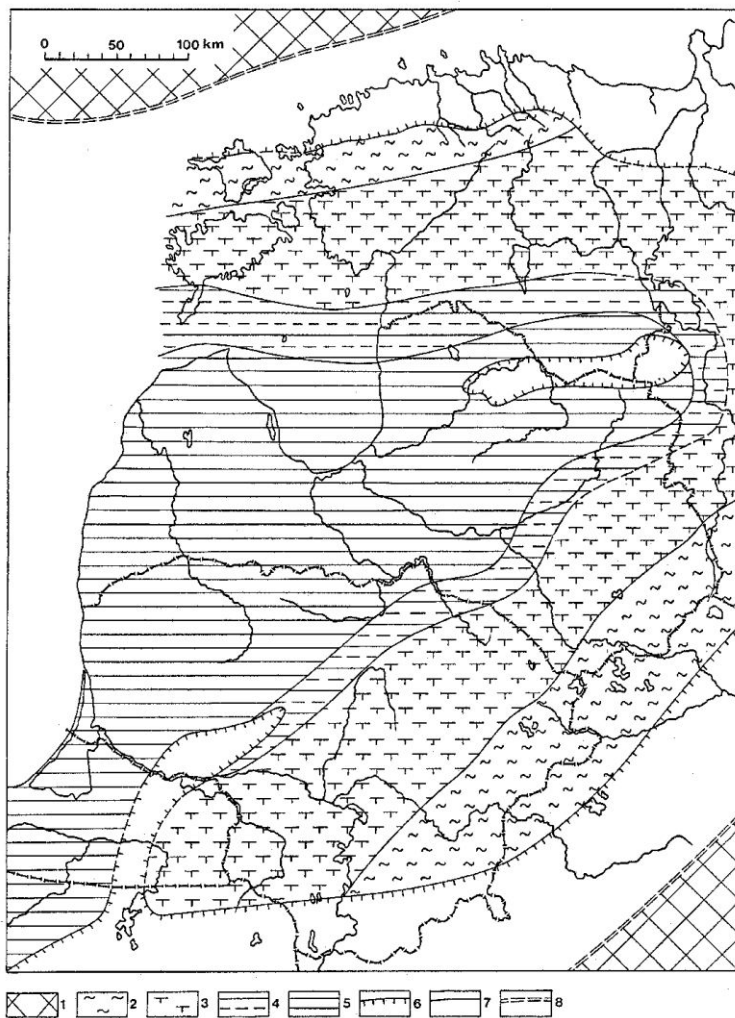
Hüdrodünaamiliste tingimuste järgi jaotatakse ostrakoodide levialad kõrge vee-energiaga aladeks ja madala vee-energiaga aladeks. Kõrge vee-energiaga aladel on liikide arv suurem ning levivad robustse kojaga liigid. Madala vee-energiaga aladel on diversiteet madalam ning levivad õhukese sileda kojaga liigid, kes kannavad tihti ogasid. Madala vee-energiaga piirkondade tüüpiliseks taksoniks peetakse podokopiide (Bandel and Becker, 1975).

Bretzky ja Lorenzi (1970) mudeli järgi sõltub koosluste liigirikkus keskkonnatingimuste stabiilsusest. Stabiilsetes keskkondades levivad kõrge diversiteediga kooslused ning labiilsetes keskkondades madala diversiteediga kooslused. Stabiilseid keskkondi interpreteeritakse kaldakaugete ning labiilseid keskkondi kaldalähedaste piirkondadena.

Vannier et al. (1989) jaotasid Ordoviitsiumi ostrakoodifauna paleokopiinide domineeritud kooslusteks ning binodikopiinide domineeritud kooslusteks. Paleokopiinid levisid karbonaatsel platvormil ulatuslikel aladel ning binodikopiinide levik piirdus detriitse mõjutusega labiilsete keskkondadega. Peeneteralistes detriitsetes setetes on paleokopiinide ja binodikopiinide perekondade suhe alla 1 ning karbonaatsetes setetes üle 1.

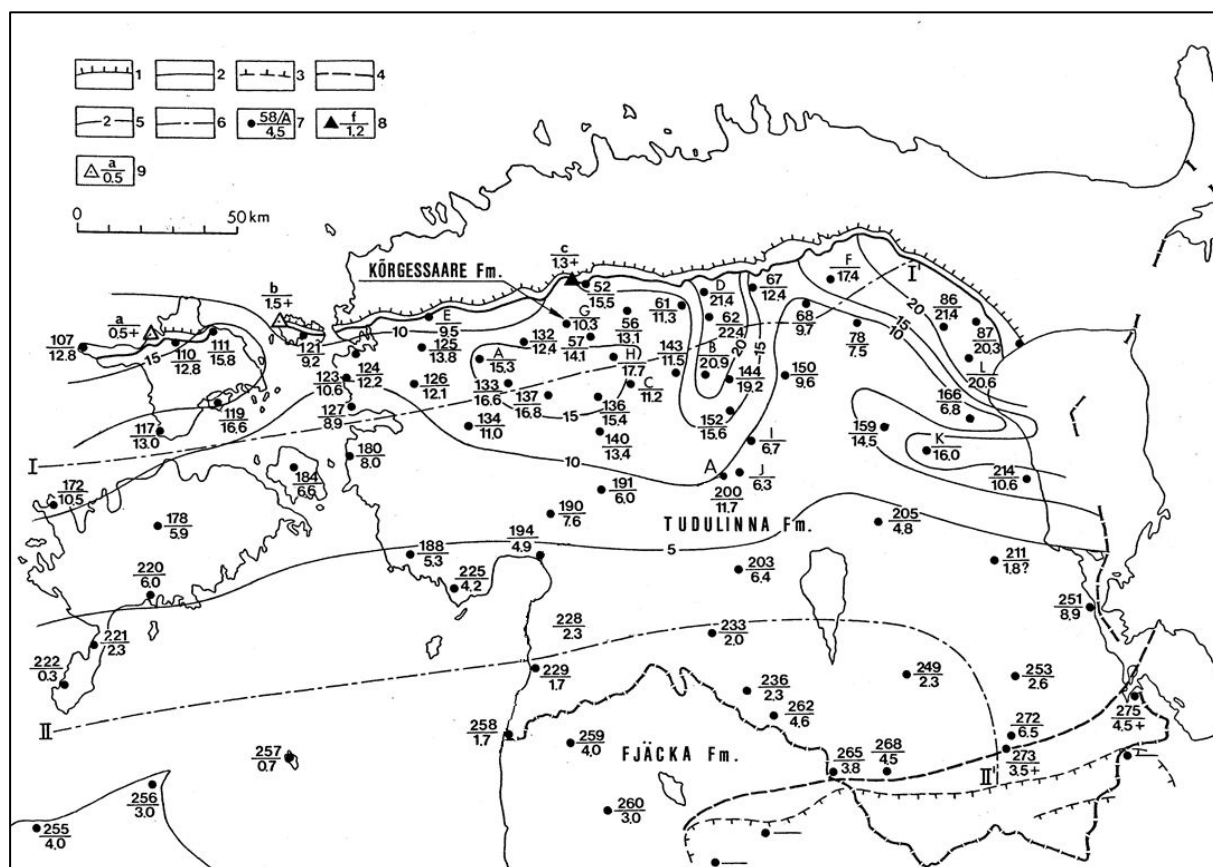
3. Vormsi lade

Vormsi iga oli ligikaudu miljoni aasta pikkune periood Hilis-Ordoviitsiumis, mis algas 450,80 ja lõppes 449,80 mln a tagasi (Sadler and Cooper, 2004). Selleks ajaks oli Iapetuse ookean Baltika ja Laurentia kontinendi vahel peaaegu sulgunud (Cocks and Torsvik, 2002) ning Ida-Euroopa kraatonile mõjunud tektoonilised jõud põhjustasid deformatsioone, mis tõid kaasa Balti paleobasseini sügavnemise nn. diferentsatsioonistaadiumis (Nestor and Einasto, 1997; joonis 1). Hilis-Ordoviitsiumi ostrakoodide kooslused ja nende stratigraafiline levik järgivad Balti paleobasseini arenguloo üldist mustrit. Diversiteet tõuseb varase Pirgu eani ning langeb noorimas Ordoviitsiumis (Meidla, 1996).



Joonis 1. Vormsi ea setted ja fatsiaalsed vööndid. 1 – eeldatav maismaa; 2 – karbonaat-bioklastilised mudad; 3 – karbonaatsed savimudad; 4 – hallid terrigeensed mudad; 5 – tumedad kergegeensed mudad ja graptoliidid; 6 – Vormsi ea kivimite leviala piir; 7 – fatsiaalse vööndi piir; 8 – rannajoon (Nestor and Einasto, 1997).

Vormsi lade on regionaalne kronostratigraafiline üksus, mis püstitati Eesti-Rootsi geoloog Valdar Jaanussoni poolt aastal 1944 (Jaanusson, 1944). Lademe ekvivalendiks Põhja-Eestis loetakse Kõrgessaare kihistut, Kesk-Eestis Tudulinna kihistut ning Lõuna-Eestis Fjäcka kihistut (joonis 2).



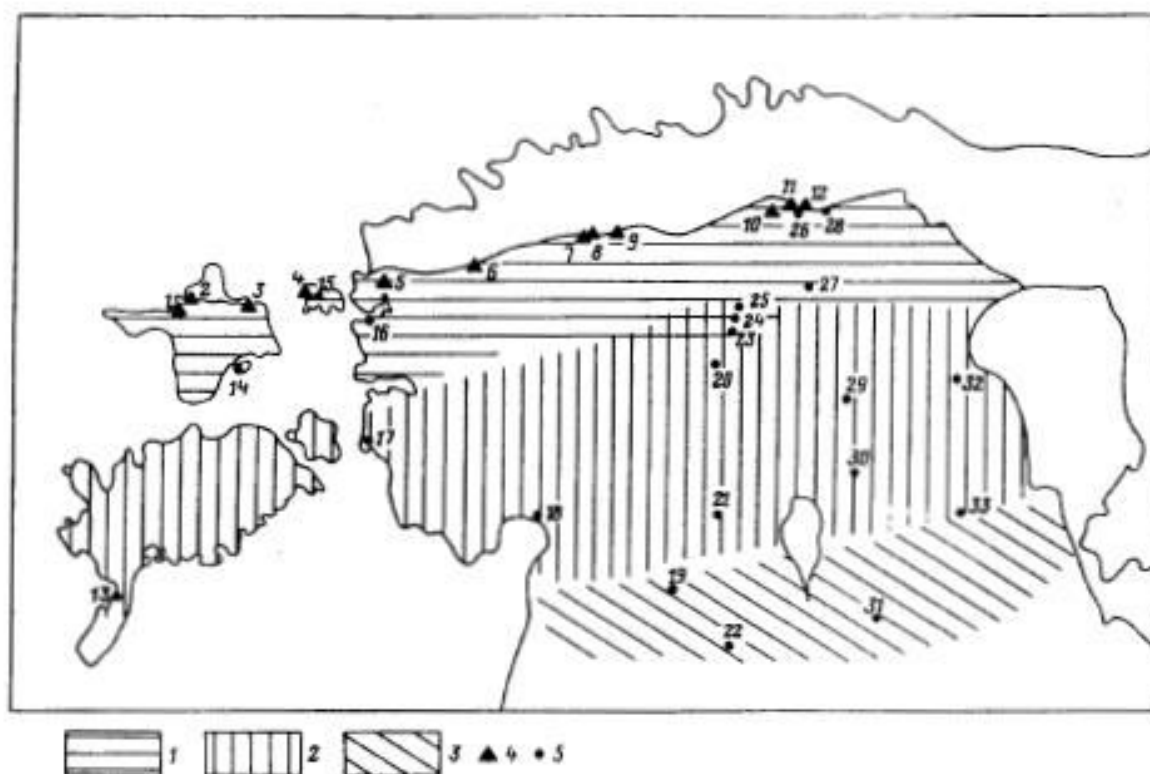
Joonis 2. Vormsi lademe levila, settematerjali jaotus ja paksus (Hints and Meidla, 1997, täiendatud). 1 – lademe avamuse põhjapiir; 2 – lademe avamuse lõunapiir; 3 – Mõniste kerke lõunapiir (väljakiildumise piir); 4 – Mõniste kerke põhjapiir; 5 – lademe samapaksusjoon; 6 – ligikaudne kihistute levialade vaheline piir; 7 – puurauk; 8 – paljand; 9 – stratotüüp; I–I' – Tudulinna kihistu leviala põhjapiir; II – II' – Fjäcka kihistu leviala põhjapiir.

Vormsi lademe alumiseks piiriks on loetud Nabala lademe Saunja kihistu kollakashallide afaniitsete lubjakivide kontakti lasuva Kõrgessaare kihistiku savika mugulja teralis-mikriidilise lubjakiviga või Tudulinna kihistu sinakashalli mergli ja savika lubjakiviga. Kohati on Loode-Eestis lademe alumisel piiril tugev sügavate soppidega püriidistunud katkestuspind (Rõõmusoks, 1983), mida on interpreteeritud ka paleokarsti ilminguna (Calner et al., 2010). Lademe paksus on Põhja-Eestis 10–20 m ning kahaneb Lõuna-Eestis 0,3 meetrini. Lõunapoolses Eestis on lademe paksus kõikjal alla 10 m (joonis 2).

Sellise korrelatsiooni põhjendused on esitatud paljudes töödes (nt. Hints and Meidla, 1997; Männil and Meidla, 1994 ning nendes viidatud tööd) ning käesolev töö ei sisalda nendes küsimustes uut teavet.

Vormsi lademest on kirjeldatud 97 ostrakoodiliiki. Liigid, mis esinevad ainult Vormsi lademes, on *Kinnekullea thorslundi* ja väga haruldased *Sigmobolbina kolkaensis*, *Podolibolbina* cf. *podolica* ja *Ulrichia lauta*. Mitmed liigid nagu *Vitteplana plana*, *Gryphiswaldensia wilnoiensis*, *Tvaerenella expedita*, *Eoaquapulex frequens*, *Brevibolbina dimorpha dimorpha*, *Distobolbina tuberculata*, *Estonaceratella estona* ja *Revisylthere breviclastrum* ilmusid esmakordselt Vormsi eal ning nende levik jätkus ka Porkuni ja/või Pirgu eal (Meidla, 1996).

Bentiline fauna on litoloogilistest muutustest tugevasti mõjutatud, mistõttu on igale kihistule iseloomulik erinev ostrakoodide assotsiatsioon (Meidla, 1996 tähenduses) (joonis 3).



Joonis 3. Ostrakoodide assotsiatsioonide jaotus Vormsi eal. 1 – *Steusloffina cuneata* – *Medianella blidenensis*’e assotsiatsiooni leviala; 2 – *Uhakiella curta* assotsiatsiooni leviala; 3 – *Kinnekullea thorslundi* assotsiatsiooni leviala; 4 – paljand, 5 – puurauk (Meidla, 1996).

3.1. Kõrgessaare kihistu

Põhja Eestis vastab Vormsi lademele hallidest, enamasti õhukesekihilistest muguljatest, rohkete hägusalt piiritletud tumedamate merglikihtidega vahelduvatest rohkem või vähem savikatest teralis-mikriidilistest lubjakividest koosnev Kõrgessaare kihistu (Rõõmusoks, 1983). Kihistu paksus on maksimaalselt 21,4 m ning see on suurim levila põhjapoolsematel aladel, vähenedes lõuna suunas (Hints and Meidla, 1997). Kõrgessaare kihistu savikad lubjakivid sisaldavad rikkaliku ja mitmekesist ostrakoodifaunat, millest on kirjeldatud 86 liiki ja alamliiki. Kihistu avamusest lõuna suunas ostrakoodide diversiteet kahaneb.

Kõrgessaare kihistule on iseloomulik *Steusloffina cuneata* – *Medianella blidenensis*'e assotsiatsioon (joonis 3), milles domineerivad eelnimetatud indeksliigid. Sageks on ka *Brevibolbina dimorpha* alamliigid, *Tvaerenella longa pretiosa*, ning ostrakoodid perekonnast *Rectella*. Kohati esineb massiliselt liike *Longiscula perfecta* ja *Bairdiocypris indeterminatus* (Meidla, 1996).

3.2. Tudulinna kihistu

Kesk-Eestis vastab Vormsi lademele Tudulinna kihistu, mis koosneb rohekashallidest väga savikatest lubjakividest ja õhukestest muguljate vahekihtidega merglitest. Kivimid on võrreldes Kõrgessaare kihistu kivimitega märgatavalt suurema savisisaldusega ning iseloomulikud on rohked peened glaukoniiditerad ja violetjad laigud (Rõõmusoks, 1983). Kihistu paksus on maksimaalselt 17,1 m (Hints and Meidla, 1997) ning selle savikus suureneb lõuna suunas. Tudulinna kihistu põimub oma levila põhjaosas Kõrgessaare kihistuga (Oraspõld, 1982), mis Kesk-Eestis Virtsust Tudulinnani ulatuvas kitsas vööndis lasub Tudulinna kihistul.

Võrreldes Kõrgessaare kihistuga on Tudulinna kihistu liigirikkus madalam. Kihistu ei paljandu, mistõttu selles esinevaid ostrakoode on uuritud vaid puursüdamikes. Kirjeldatud on 50 liiki ostrakoode.

Tudulinna kihistule on iseloomulik võrdlemisi püsiva koosseisuga *Uhakiella curta* assotsiatsioon (joonis 3), milles domineerib nimetatud indeksliik. Väga levinud on ka liigid *Medianella blidenensis*, *Bairdiocypris indeterminatus*, *Sigmobolbina camarota*, *Vittella*

invasa, *Rectella romboformis* ning *Rectella nais*. Kõrgessaare kihistu dominantne liik *Steusloffina cuneata* esineb *Uhakiella curta* assotsiatsiooni levialal vaid Tudulinna kihistu põhjapoolsemates läbilõigetes (Meidla, 1996).

3.3. Fjäcka kihistu

Piiratud alal Kagu-Eestis vastab Vormsi lademele Fjäcka kihistu, mis koosneb lubjakatest savidest ning mustadest argillitidest. Kihistu paksus on kuni 4,5 m (Hints and Meidla, 1997; Rõõmusoks, 1983).

Sarnaselt Tudulinna kihistule Fjäcka kihistu ei paljandu, mistõttu on selles esinevaid ostrakoodide uuritud vaid puursüdamikes. Ostrakoodifauna on võrdlemisi vaene, koosnedes ainult 27 liigist.

Fjäcka kihistule vastab *Kinnekullea thorslundi* assotsiatsioon (joonis 3), millest lisaks indeksliigile on levinud *Rectella nais*, *Vittella invasa* ja *Pseudoancora parovina*. Kihistu põhjapoolsemates läbilõigetes esineb indeksliik tihti koos Tudulinna kihistu dominantse liigiga *Uhakiella curta* (Meidla, 1996).

3.4. Kaasnev fauna

Suurel osal Eestist loetakse Vormsi lademe alumiseks piiriks silmatorkavat litoloogilist muutust, millest kõrgemal suureneb oluliselt nii ostrakoodide kui makrofossiilide esinemissagedus (Hints and Meidla, 1997). Lademe leviala põhjapoolseimast, Kõrgessaare kihistust on koos ostrakoodidega kirjeldatud üle 200 liigi mitmesuguseid koralle, sammalloomi, brahhiopoodide, molluskeid ja trilobiite (Rõõmusoks, 1967). Kõrgessaare kihistust on teada korallide *Proheliotites dubius*, *Kenophyllum siluricum* ja *Streptelasma* (*Streptelasma*) *distinctum* ning brahhiopoodide *Eoplectodonta schmidtii*, *Equirostra gigas*, *Sampo hiiuensis*, *Glyptorthis plana* ja *Triplexia insularis* esmailmumine (Hints and Meidla, 1997). Siit on leitud esimene *Dicoelosia* (Wright, 1968) ning trilobiit *Erratencrinurus* (*Erratencrinurus*) *moe* (Männil, 1958).

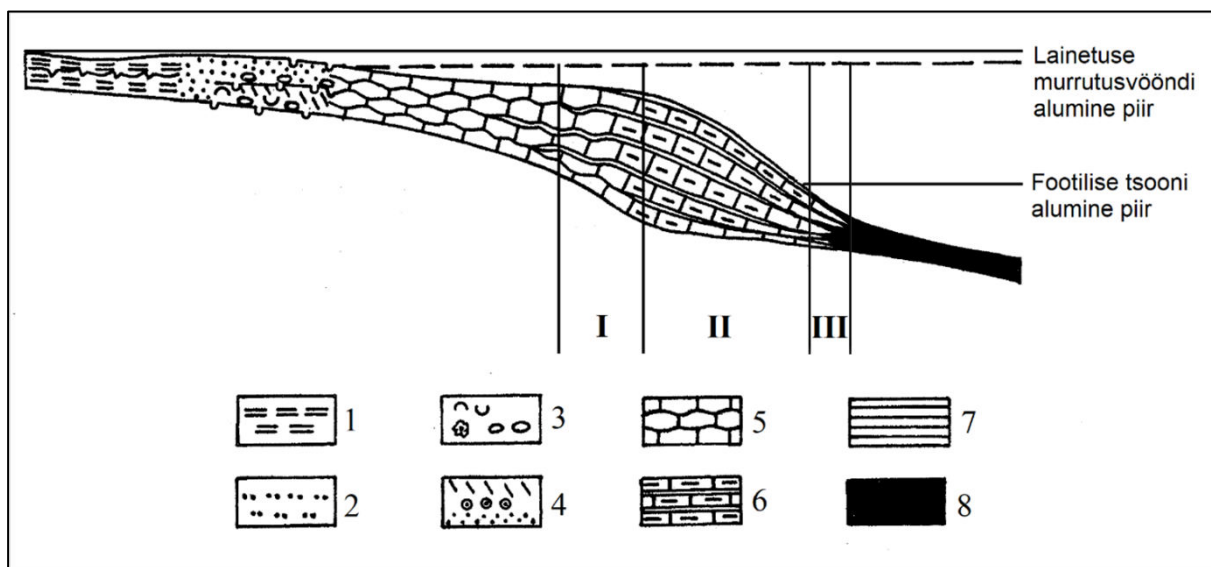
Lõuna suunas asendub Kõrgessaare kihistu mitmekesine fauna spetsiifilisemate ja liigivaesemate kooslustega. Tudulinna kihistule iseloomulik brahhiopoodide kooslus moodustub perekondade *Dicoelosia*, *Christiania*, *Skenidioides* ja *Leptellina*? esindajatest (Hints and Meidla, 1997). Vormsi eal ilmuvad kindlad varajaseimad *Amorphognathus*

ordovicicus'e tsooni konodondid, kuid võimalik on selle liigi ilmumine veelgi vanemates kihtides (Meidla et al., 2014). *Amorphognathus ordovicicus*'t on leitud nii Kõrgessaare kihistu basaalsest osast kui Tudulinna kihistust (Männik, 1992).

Lademe leviala lõunapoolseimas osas esinev Fjäcka kihistu sisaldab tüüpilist kildafaatsiese brahhiopoodide kooslust. Siin moodustavad selle põhiliselt väikesed linguliformsed brahhiopoodid perekondadest *Paterula* ja *Hisingerella*. Lisaks leidub mõningaid rünhonelliformseid brahhiopoodide perekondadest *Sericoidea* ja *Onniella* (Hints and Meidla, 1997).

3.5. Fatsiaalne kontekst

Eelnevast kirjeldusest ja paljudest teistest allikatest ilmneb, et Vormsi lademele on iseloomulik selge fatsiaalne gradient, mis väljendub põhiliselt savi ja karbonaatse komponendi suhte muutumises (joonis 4). Põhjapoolseima levialaga Kõrgessaare kihistu on madalaveelisema geneesiga ja madalama savi-/karbonaadi suhtega ning lõunapoolseim Fjäcka kihistu on sügavaveelisema päritoluga ja kõrgema savi-/karbonaadi suhtega. Nende vahele jääva üleminekuvööndit (termin: Põlma, 1982) iseloomustava Tudulinna kihistu kivimiline koostis on vahepealne.



Joonis 4. Vormsi lademe fatsiaalne mudel. I – Kõrgessaare kihistu; II – Tudulinna kihistu; III – Fjäcka kihistu; 1 – lamineeritud savikad dolomiidid; 2 – terrigeensed liivakivid; 3 – biomorfsed, ooiid- ja onkoliitlubjakivid; 4 -- teralised (bioklastilised) lubjakivid; 5 -- kihilised mikriidilised lubjakivid; 6 – savikas-mikriitsed lubjakivid graptoliitsete savide vahekihtidega; 7 – graptoliitsete savide kihtid; 8 – graptoliitsete savide kihtid.

7 -- *graptoliitsed hallid savid*; 8 – *tumedad graptoliitsed kildad* (Nestor and Einasto, 1997, täiendatud).

Fatsiaalse gradiendi seostele paleobatümeetriaga viitab ka fossiilse vetikafloora jaotus kihistutes. Kõrgessaare kihistus moodustavad lubivetikad kogu teralisest materjalist 50% ning Fjäcka kihistus vaid 5% (Põlma, 1982). Lubivetikad on fotosünteesivad organismid ning nende rohkus Kõrgessaare kihistus tähendab, et kihistu setendite kuhjumise alal olid head valgustingimused. Võib eeldada, et Fjäcka kihistu levialal oli lubivetikate levikut piirav tegur vähene valgusenergia, mis on otseselt seotud veesamba paksusega. Footilise tsooni alumine piir küündib olenevalt vee läbipaistvusest mõneteistkümnest meetrist (nt. Läänemeres) mitmesaja meetrini (Encyclopædia Britannica, 2019) ning eeldatavalt jäi Kõrgessaare ja Fjäcka kihistu levialade vahele.

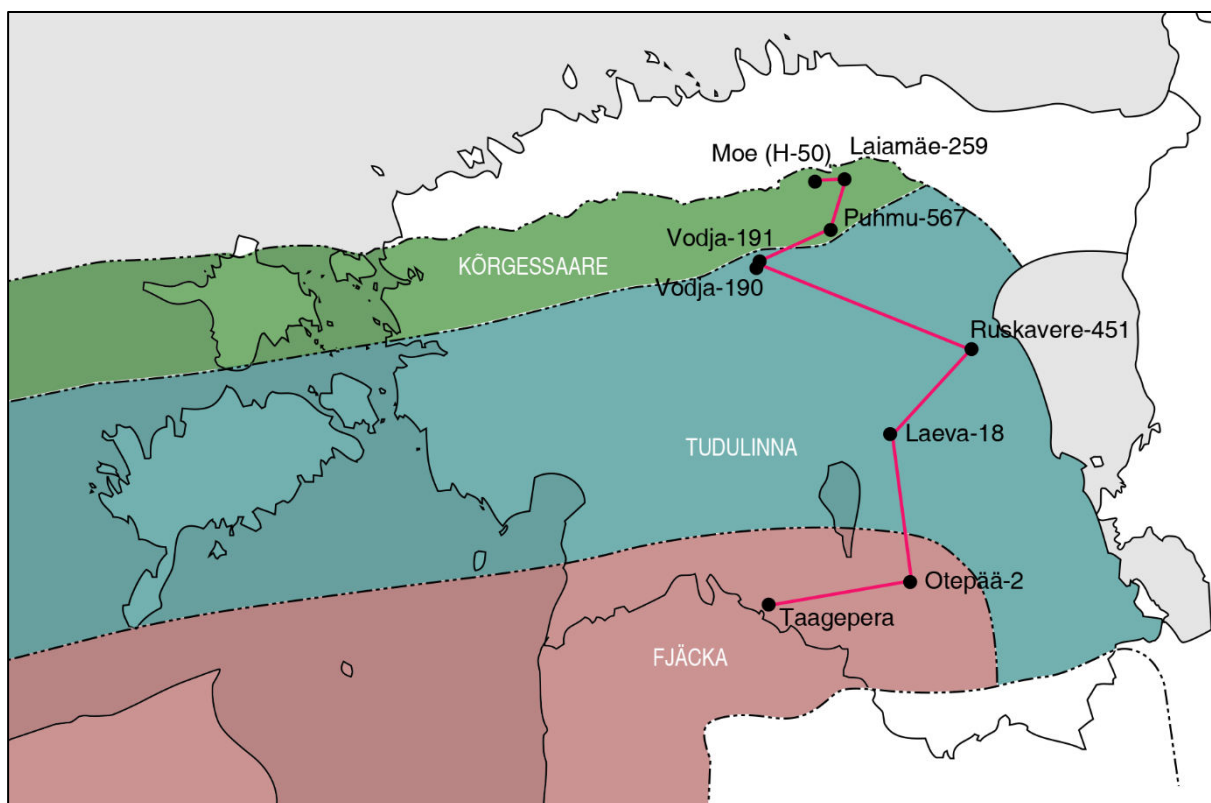
Vormsi lademest ei ole kirjeldatud tempestiite ega jämepurdseid kihte, millest võib järeldada, et madalaveelisema geneesiga Kõrgessaare kihistu setteprotsess toimus allpool tormilainetuse murrutusvööndit.

Nendest kaalutlustest lähtudes on Vormsi-ealised kihistud positsioneeritud Balti paleobasseini diferentsatsioonistaadiumi tüüpilisel fatsiaalsel profiilil (joonis 4).

4. Materjal ja meetodid

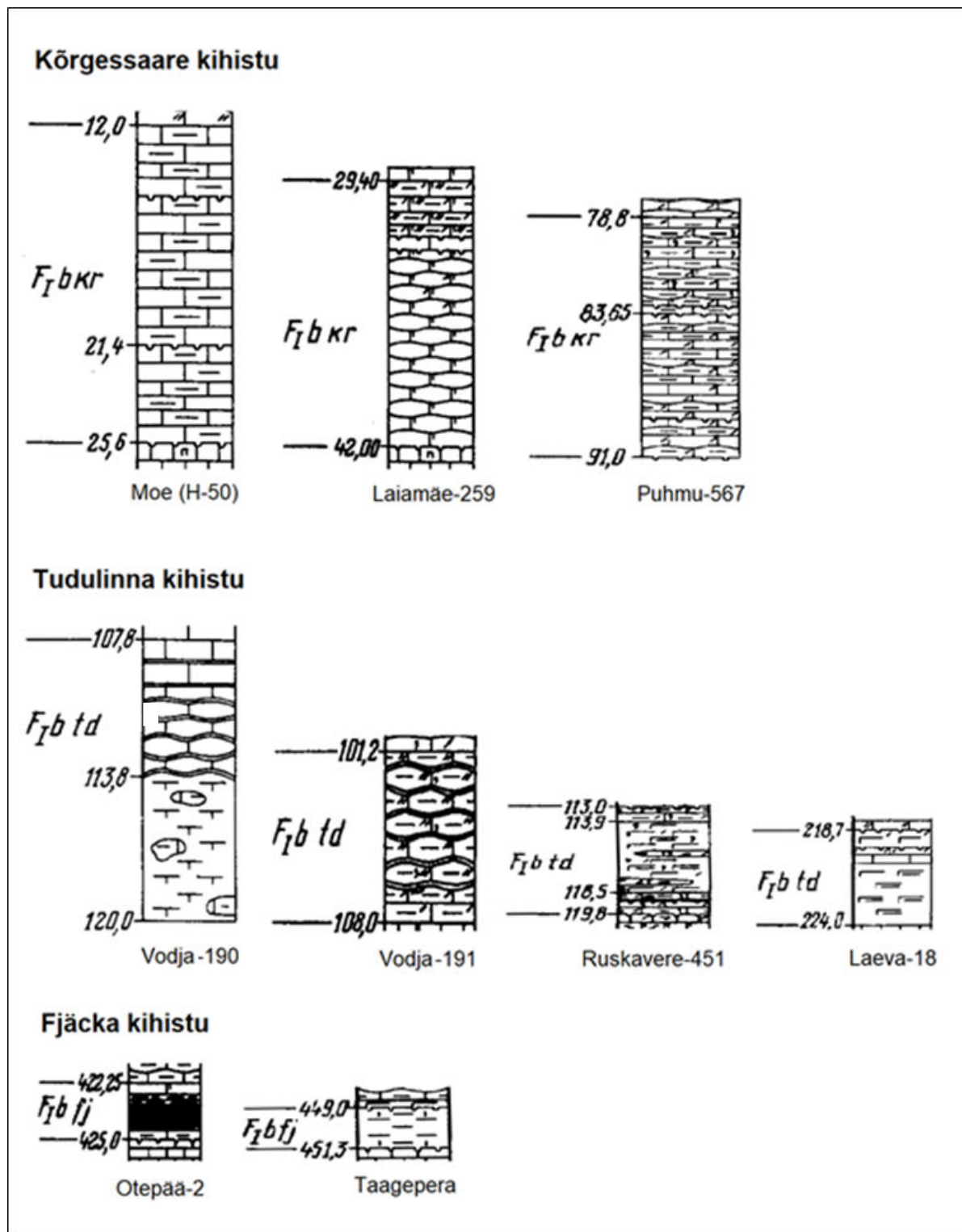
Käesolev töö põhineb Meidla, 1996 andmetel ostrakoodide levikust Vormsi lademes. Nimetatud töös võeti puursüdamikest proove kaaluga 300–700 g ning intervalliga 1–1,5 m. Proovidest eraldati ostrakoodid ning määrati nende süstemaatiline kuuluvus. Iga isendi kohta on teada selle esinemise lokaliteet ning sügavus. Paleontoloogiline materjal kuulub Geoloogia Instituudile (TalTech) ning on ajutiselt hoiul Tartu Ülikooli geoloogia osakonnas.

Käesoleva töö raames konstrueeriti põhja-lõuna suunaline profiil, millel paikneb 10 hästi uuritud puursüdamikku: Moe (H-50), Laiamäe-259, Puhmu-567, Vodja-190, Vodja-191, Ruskavere-451, Laeva-18, Otepää-2 ja Taagepera (joonis 5).



Joonis 5. Vormsi lademe kihistud, fatsiaalse gradiendi suunaline profiil ning töös käsitletud läbilõiked (Hints and Meidla, 1997, täiendatud).

Vormsi lademest on puursüdamike andmetes info 68 proovi kohta, millest 34 on pärit Kõrgessaare kihistust, 30 Tudulinna kihistust ning 4 Fjäcka kihistust (konkreetsete läbilõigete seosed kihistutega on näidatud joonisel 6).



Joonis 6. Vormsi lademe puursüdamike litoloogilised tulbad (Meidla, 1996, täiendatud). Vodja-190 läbilõike ülemine osa on käesolevas töös loetud Kõrgessaare kihistusse.

Vodja-190 läbilõike erineva koostisega osi käsitletakse käesolevas töös eraldi, ehkki algses töös käsitleti kogu intervalli Tudulinna kihistuna. Siiski on erinevad autorid (nt. Rõõmusoks et al., 1982; K. Suuroja, suuline teave) ka varem selgelt viidanud nende kihistute järjestikusele esinemisele põhjapoolse Kesk-Eesti läbilõigetes ning selle läbilõike kolme ülemise proovi ostrakoodikooslus eristub selgelt kui *Steusloffina cuneata* – *Medianella blidenensis*’e assotsiatsioon nõrgalt savikates lubjakivides. Selline kivim ning fauna ei ole Tudulinna kihistule iseloomulik (joonis 6). Vodja-190 Vormsi lademe läbilõike 7 alumist proovi on seega loetud Tudulinna kihistusse ning kolme ülemist proovi käsitletakse kui Kõrgessaare kihistut. Kuna Puuraugud Vodja-190 ning Vodja-191 paiknevad üksteisele väga lähedal (joonis 5), siis statistiliste analüüside teostamiseks liideti nende Tudulinna kihistu liikide osakaalud ning moodustati tinglik läbilõige nimetusega Vodja. Läbilõige Vodja-190 kajastab analüüsides ainult Kõrgessaare kihistu proove.

Töö käigus analüüsiti 4899 ostrakoodi 80 eri liigist: Kõrgessaare kihistus 1657 isendit 62 liigist, Tudulinna kihistus 3173 isendit 48 liigist ning Fjäcka kihistus 69 isendit 6 liigist. Isendite ning liikide arvud läbilõigetes on esitatud tabelina (tabel 1). Fjäcka kihistu on fatsiaalselt selle intervalli kõige sügavaveelisema geneesiga kivimkehana faunistiliselt palju vaesem kui madalaveelisema geneesiga Kõrgessaare ja Tudulinna kihistu (Meidla, 1996).

Tabel 1. Isendite ning liikide arvud läbilõigetes (roheline – Kõrgessaare kihistu; sinine – Tudulinna kihistu; punane – Fjäcka kihistu).

	<u>Moe</u>	<u>Laia-mäe</u>	<u>Puhmu</u>	<u>Vodja-190</u>	<u>Vodja</u>	<u>Ruska-verre</u>	<u>Laeva</u>	<u>Otepää</u>	<u>Taagepera</u>
Isendite arv	183	433	625	62	625	2237	86	56	13
Liikide arv	20	37	46	10	19	38	7	5	2

Ostrakoodide mitmekesisust läbilõigetes väljendab Simpsoni diversiteedi indeks (D) ning Shannoni liigierisuse indeks (H). Simpsoni diversiteedi indeks on funktsioon liigi osakaalust kõikides liikides ning näitab tõenäosust, et kaks juhuslikult valitud isendit on samast liigist. Käesolevas töös on Simpsoni diversiteedi indeks kasutusel pöördkujul (1-D) ning mida suurem on selle väärtus, seda kõrgem on koosluse mitmekesisus. Shannoni liigierisuse indeksi väärtus näitab isendite arvukust ning nende jaotust liikide vahel. Mida suurem on Shannoni indeksi väärtus, seda rohkem on liike ning seda ühtlasemalt on isendid liikide vahel jaotunud. Shannoni liigierisuse indeksi eripära on see, et läbilõiked, milles on vähe liike ühtlaselt jaotunud isenditega ning palju liike ebaühtlaselt jaotunud isenditega, annavad sama tulemuse (Simpson, 1949).

$$D = \sum_{i=1}^R p_i^2$$

$$H = - \sum_{i=1}^R p_i \ln p_i$$

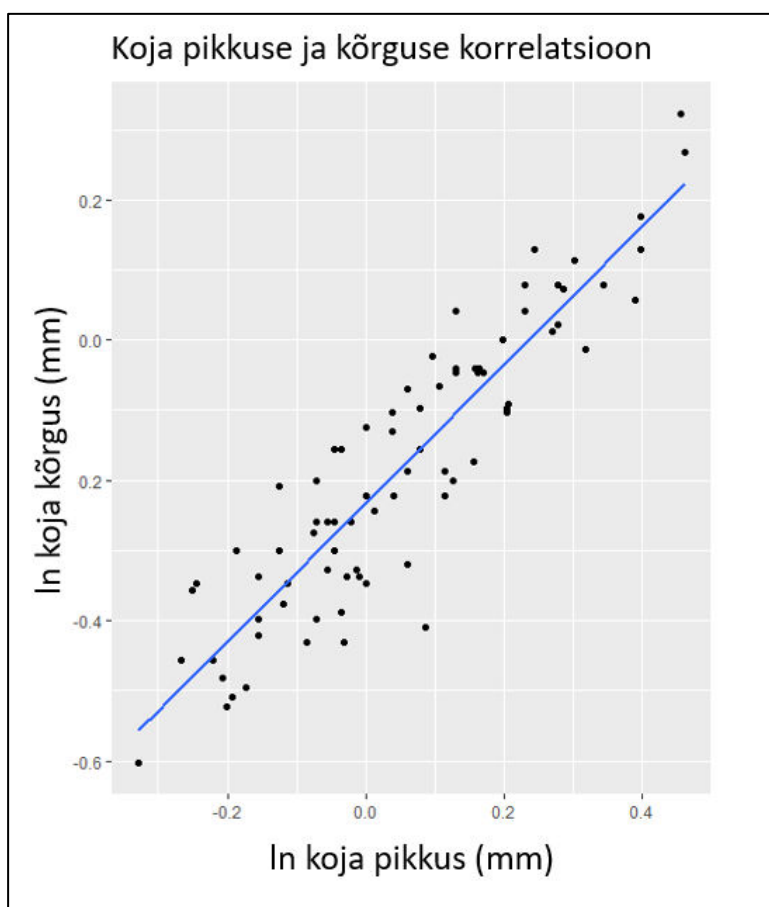
R – liikide arv; p – isendite arv liigi kohta

Ostrakoodide morfoloogiliste tunnuste muutusi põhja-lõuna suunalisel profiilil analüüsiti statistiliselt, võttes täiendava info aluseks liigikirjeldused ning varemavaldatud skaneeriva elektronmikroskoobi fotod (lisa). Iga isendi parameetrid loeti vaikumisi võrdseks liigile üldiselt omaste parameetritega.

4.1. Morfoloogiliste tunnuste valik

Ostrakoodide morfoloogia muutuste analüüsimiseks fatsiaalsel gradiendil valiti võimalikult universaalsed tunnused, mis on omased paljudele taksonoomilistele gruppidele: koja pikkus ja ümarus, koja pinna ornamentatsioon, koja kumerus, koja kontuur, ogade esinemine ning paleokopiidide keskvaio morfoloogia ja nende teadaolev dimorfism.

Erinevusi liikide kodade suuruses on peetud sõltuvaks keskkonnaparameetritest (Bandel and Becker, 1975; Becker, 1971). Ostrakoodi koja suuruse hinnang sõltub koja pikkusest ja kõrgusest. Teostati korrelatsioon- ja regressioonanalüüs, millest tulenevalt on kahe tunnuse vaheline seos väga tugev ($R = 0,91$; $p < 0,0001$) (joonis 7) ning koja pikkus kirjeldab väga kõrge usaldusväärsusega ($p < 0,0001$) 82% koja kõrguse koguvarieeruvusest ($\ln \text{ kõrgus} = -0,232 + 0,985 * \ln \text{ pikkus}$). Seetõttu piisab koja suuruse kirjeldamiseks vaid ühest suurust kajastavast parameetrist, mis traditsiooniliselt on olnud koja pikkus. Käesolev töö kasutab sama lähenemist, et tulemused oleksid võrreldavad.



Joonis 7. Koja pikkuse ja kõrguse korrelatsioon. Horisontaaltelg – liigi \ln koja pikkus (mm); vertikaaltelg – liigi \ln koja kõrgus (mm); $R = 0,91$.

Koja ümarust väljendab koja pikkuse ja kõrguse suhe ning selle tunnuse muutlikkust on peetud substraadist olenevaks.

Substraadist olenevaks on peetud ka ogade esinemist või puudumist (Benson, 1961). Ornamentaalsed ogad kui koja pinna väljasopistused arvatavalt tugevdavad ostrakoodi koda. Struktuursed ogad kajastuvad koja sisepinna ehituses, mõjutades siseruumala, ning need võisid mahutada looma pehmet keha või võisid üles suunatud ogad näiteks olla täidetud gaasiga (Henningsmoen, 1965).

Koja pinna ornamentatsioon on paleosoikumi ostrakoodide üks ilmsematest tunnustest, mida paljud autorid peavad keskkonnaparameetritest sõltuvaks (Bandel and Becker, 1975; Becker, 1971; Benson, 1961).

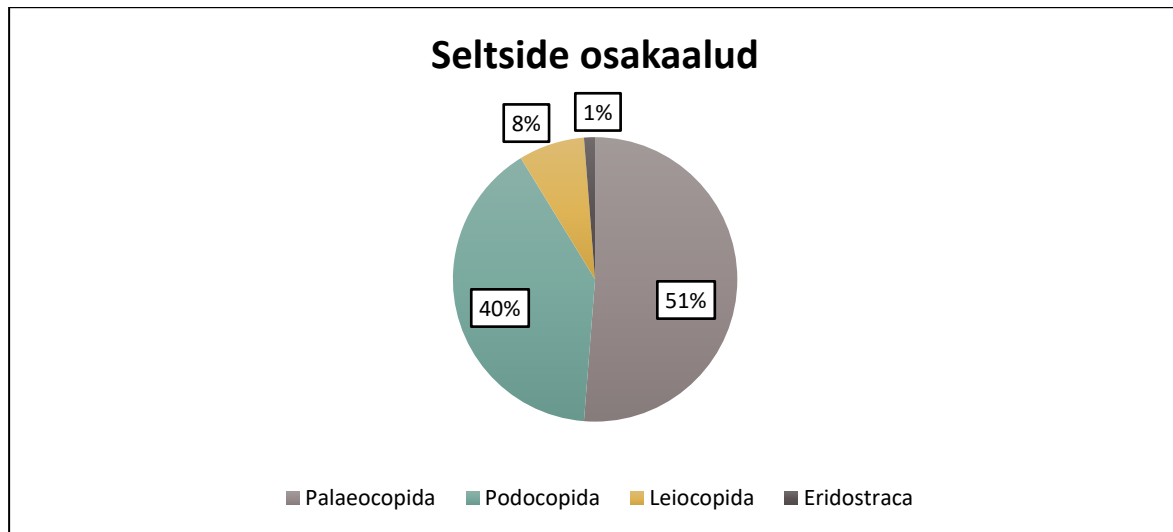
Paleokopiidide keskvaio sügavusest oleneb sulgurlihase pikkus ning mida lühem ja suurema ristlõikega on lihas, seda suurem on selle jõud poolmete kooshoidmisel. Meie hinnangul võib loodusliku valiku surve sellele funktsioonile muutuda vastavalt keskkonnale. Varasemalt ei ole keskvaio morfoloogiat fatsiaalsel gradiendil uuritud.

Koja kumeruse aste, koja kontuur ning teadaolev dimorfism on üldjuhul liigikirjeldustes välja toodud, kuid ökoloogilises kontekstis ei ole neid tunnuseid varem kirjeldatud.

5. Ostrakoodide süstemaatilise koosseisu ja morfoloogia muutused fatsiaalsel profiilil

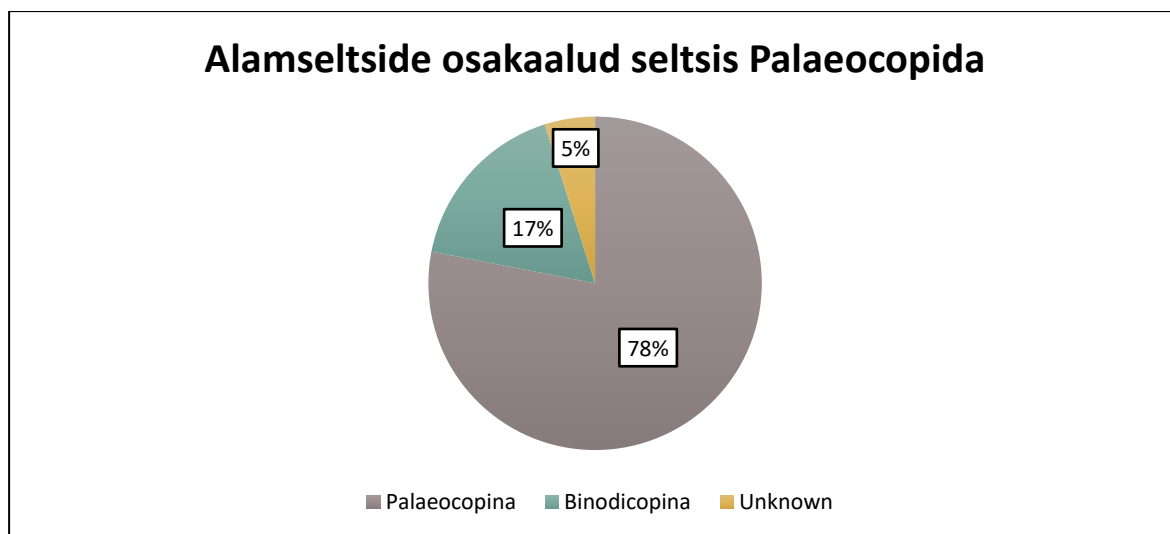
5.1. Liikide jaotus kõrgemate taksonite vahel

Analüüsitud 4899 isendit jagunevad 80 eri liigiks, mis kuuluvad nelja seltsi (lisa 1). Seltsidest on läbilõigetes enim paleokopiide, kes moodustavad 51% liikide koguarvust (joonis 8).



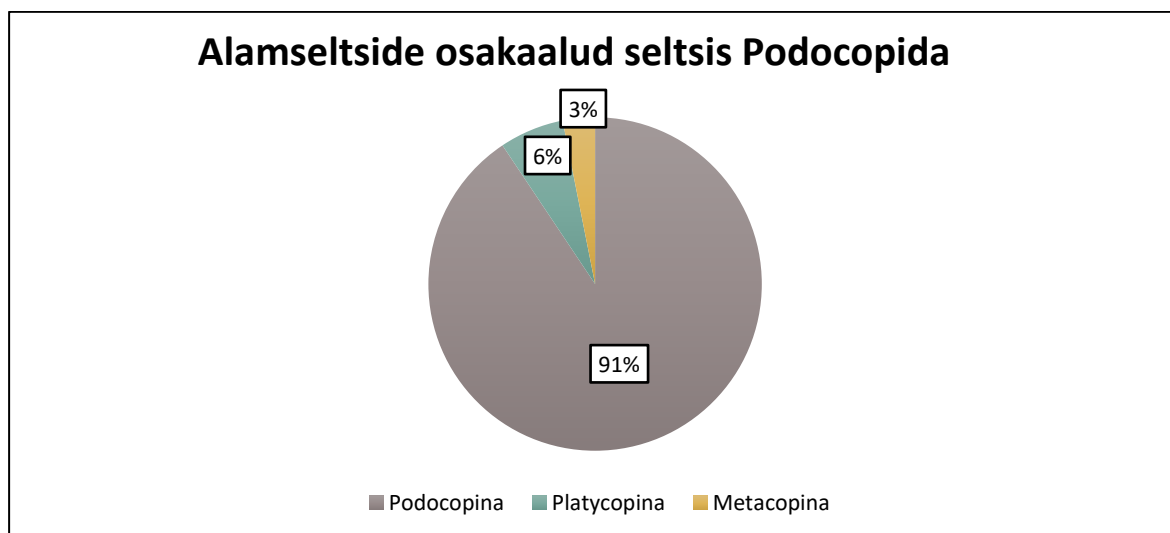
Joonis 8. Seltside osakaalud.

Podokopiidide ning leiokopiidide osakaal kogu kollektisoonis on vastavalt 40% ning 8%. Paleokopiidide seltsi moodustavad 78% ulatuses paleokopiinide alamseltsi liigid ning 17% ulatuses binodikopiinide alamseltsi liigid (joonis 9).



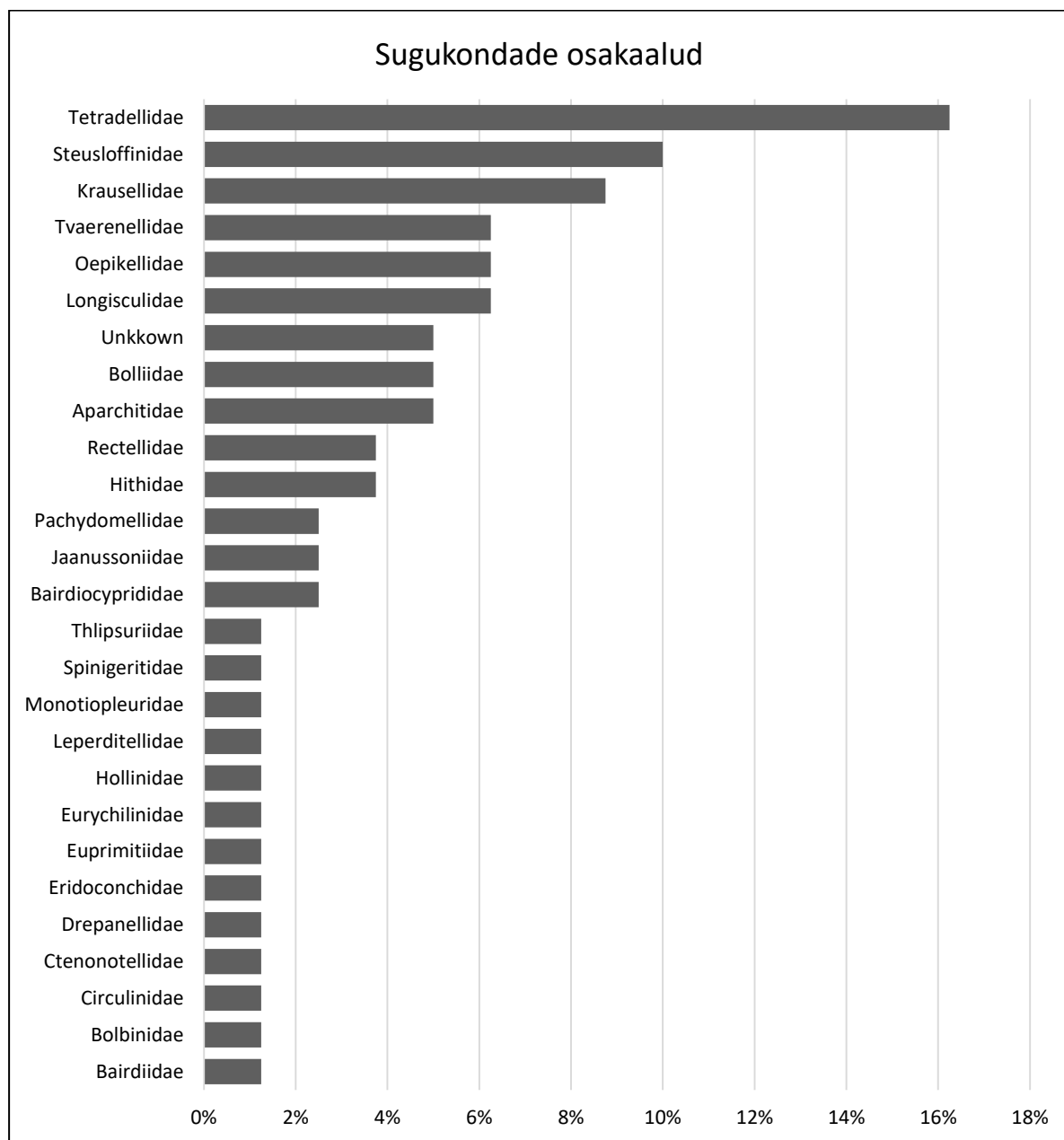
Joonis 9. Alamseltside osakaalud seltsis Palaeocopida.

Podokopiidide selts moodustub 91% ulatuses podokopiinide alamseltsi liikidest (joonis 10). Seltsi Eridostraca kuulub vaid 1 liik, mis moodustab kogu materjalist alla 1%. Paleokopiinide liike on 40% ning binodikopiinide liike 9% kogu materjalist.



Joonis 10. Alamseltside osakaalud seltsis Podocopida.

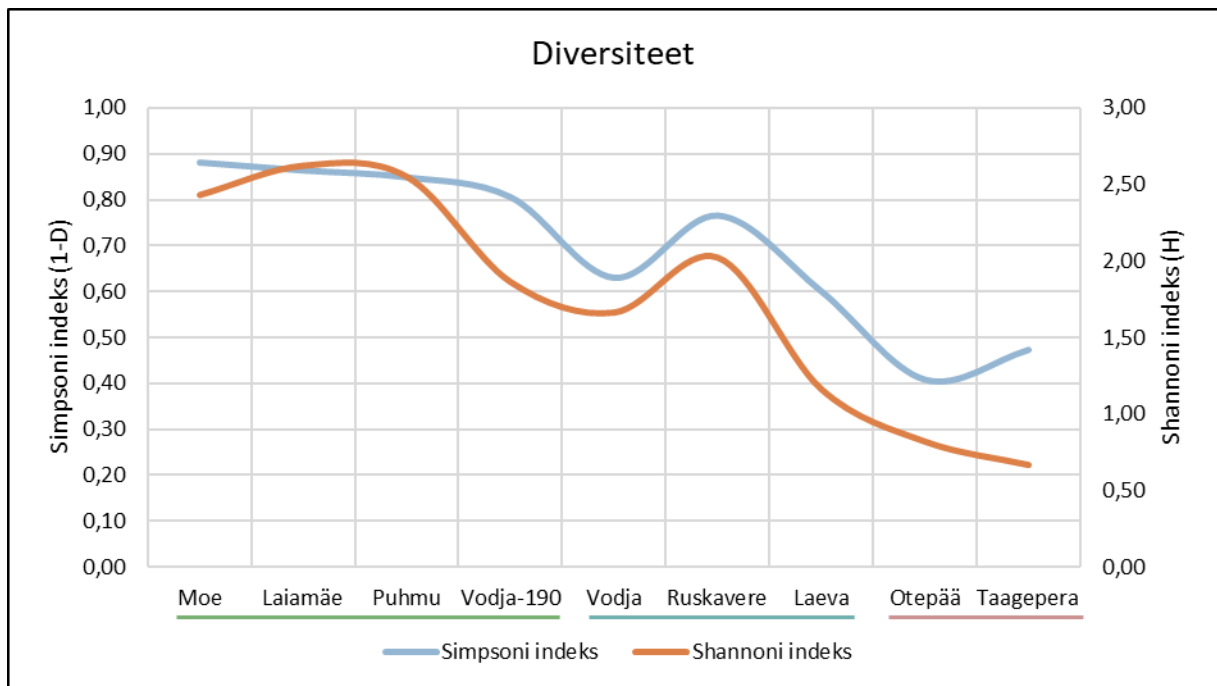
Käsitletud liigid kuuluvad 26 sugukonda ning lisaks on 3 liigi sugukond teadmata. Ülekaalukalt suurim on tetradelliidide sugukond, millesse kuulub 16% liikidest (joonis 11). Ka steusloffiniidide ja krauselliidide sugukondade liike on võrdlemisi palju, vastavalt 10% ja 9% kogu liikide arvust. Paleokoppiinide sugukondi on 9 ning binodikoppiinide sugukondi 4 (suhe 2:1).



Joonis 11. Sugukondade osakaalud. Horisontaaltelg – sugukondade osakaal analüüsitud materjalis; vertikaaltelg – sugukonnad.

5.2. Mitmekesisus profiilil

Vormsi lademe ostrakoodikoosluste mitmekesisust läbilõigetes väljendab Simpsoni diversiteedi indeks (1-D) ning Shannoni liigierisuse indeks (H) (joonis 12). Indeksite väärtused läbilõigetes näitavad väga kõrge usaldusväärsusega väga suurt seost läbilõigete järjestuse ja koosluste mitmekesisuse vahel ($1-D - R = -0,92$, $p < 0,0001$; $H - R = -0,93$, $p < 0,0001$). Mitmekesisus on suurim madalaveelisemates läbilõigetes ning langeb sügavaveelisemate läbilõigete suunas.



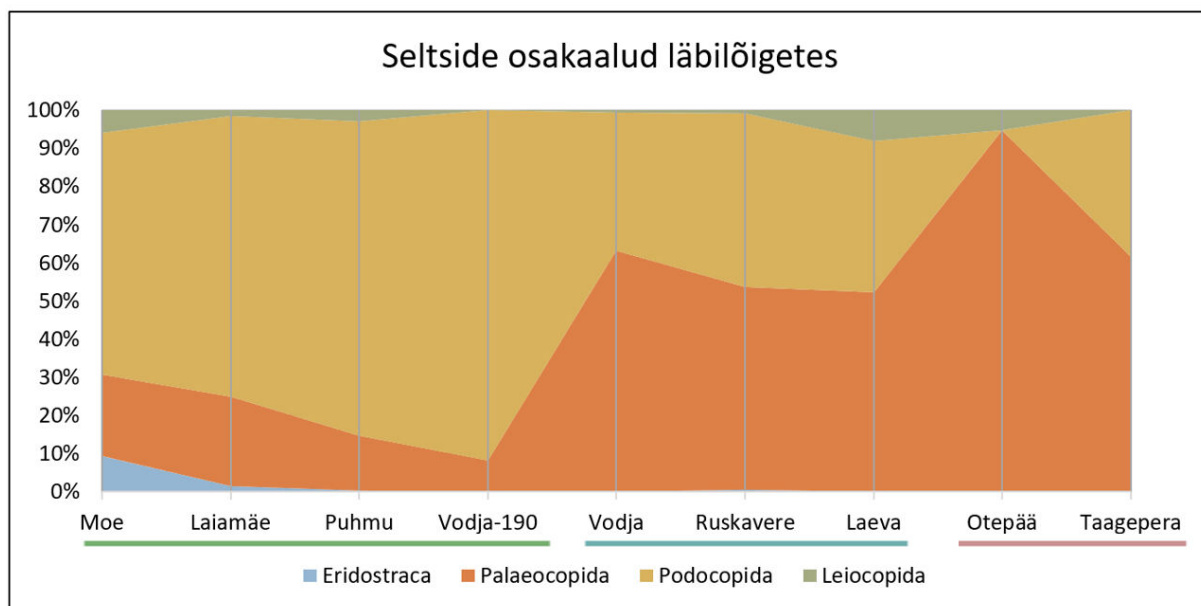
Joonis 12. Ostrakoodikoosluste mitmekesisus läbilõigetes. horisontaaltelg – läbilõiked profiilil (roheline – Kõrgessaare kihistu; sinine – Tudulinna kihistu; punane – Fjäckå kihistu); vasak vertikaaltelg – Simpsoni indeks (1-D); parem vertikaaltelg – Shannoni indeks (H). $1-D - R = -0,92$, $p < 0,0001$; $H - R = -0,93$, $p < 0,0001$.

5.3. Taksonoomilised muutused profiilil

Vormsi lademes on isendite arvult enimlevinud ostrakoodide selts podokopiidid (52%) ning väga levinud on ka paleokopiidid (44%) (tabel 2). Leiokopiidid (3%) ja eridostrakiidid (1%) on võrdlemisi haruldased. Seltside osakaalu muutused fatsiaalsel profiilil kajastavad podokopiidide ja paleokopiidide suhte selget trendi (joonis 13). Podokopiidide osakaal on ülekaalukalt suurim madalaveelisemates läbilõigetel, kus nad moodustavad 78% kõikidest ostrakoodidest. Paleokopiidide osakaal Kõrgessaare kihistus on 17%. Tudulinna kihistu madalaveeliseimas läbilõikes toimub podokopiidide ja paleokopiidide suhte järsk muutus, kus podokopiidide osakaal langeb 40%-ni ning paleokopiidide osakaal tõuseb 56%-ni. Sügavaveelises Fjäcka kihistus domineerivad paleokopiidid (78%) ning leidub ka podokopiide (19%). Leiokopiidide osakaal on ühtlaselt madal kogu profiili ulatuses ning vähesed eridostrakiidid esinevad vaid madalaveelisemates läbilõigetel.

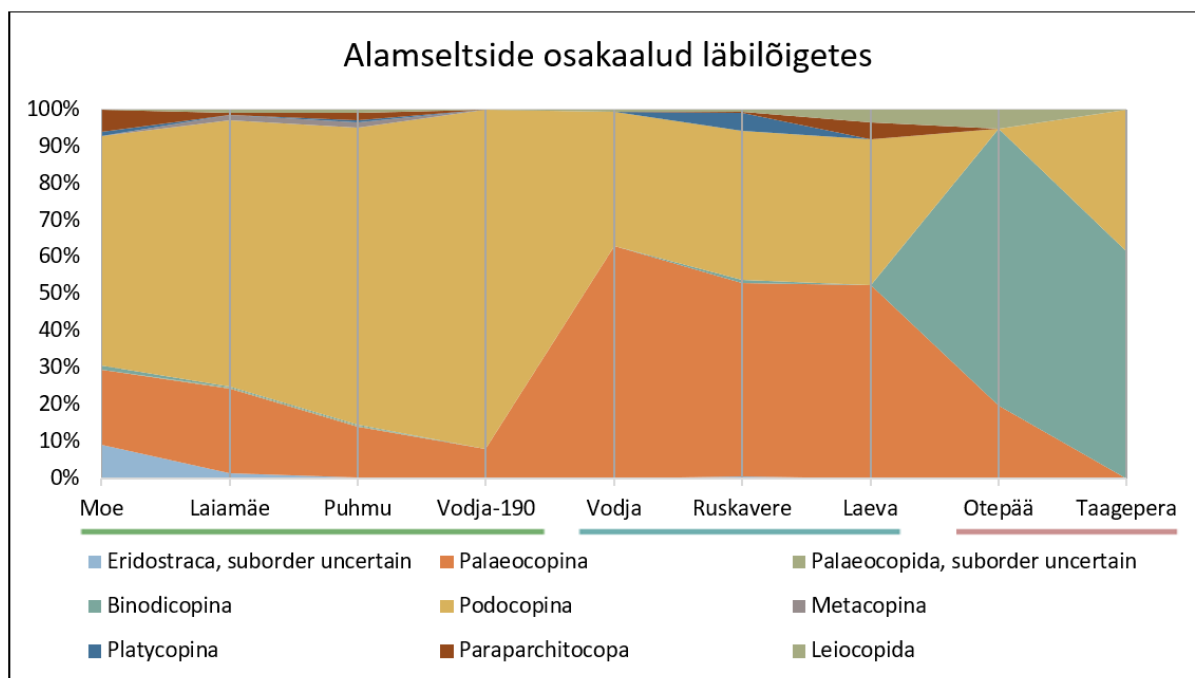
Tabel 2. Seltside osakaalud (isendite arvu arvestav) Vormsi lademes.

	Kõrgessaare kihistu	Tudulinna kihistu	Fjäcka kihistu	Vormsi lade
Podocopida	78%	40%	19%	52%
Palaeocopida	17%	56%	78%	44%
Leiocopida	3%	3%	3%	3%
Eridostraca	3%	0%	0%	1%



Joonis 13. Seltside suhteline arvukus läbilõigetel. Horisontaaltelg – läbilõiked profiilil (roheline – Kõrgessaare kihistu; sinine – Tudulinna kihistu; punane – Fjäcka kihistu); vertikaaltelg – suhteline arvukus.

Podokopiidide domineerimine madalaveelisemates läbilõigetes kajastub ka alamseltside suhtelise arvukuse profiilil. Podokopiidide seltsist 91% moodustavad podokopiinide liigid, mistõttu on ootuspärane, et nende kahe taksoni puhul on trend sama (joonis 14).



Joonis 14. Alamseltside suhteline arvukus läbilõigetes. Horisontaaltelg – läbilõiked profiilil (roheline – Kõrgessaare kihistu; sinine – Tudulinna kihistu; punane – Fjäckä kihistu); vertikaaltelg – suhteline arvukus.

Podokopiinide osakaal Kõrgessaare kihistus on 77%, Tudulinna kihistus 39% ning Fjäckä kihistu 19% kõikidest isenditest (tabel 3).

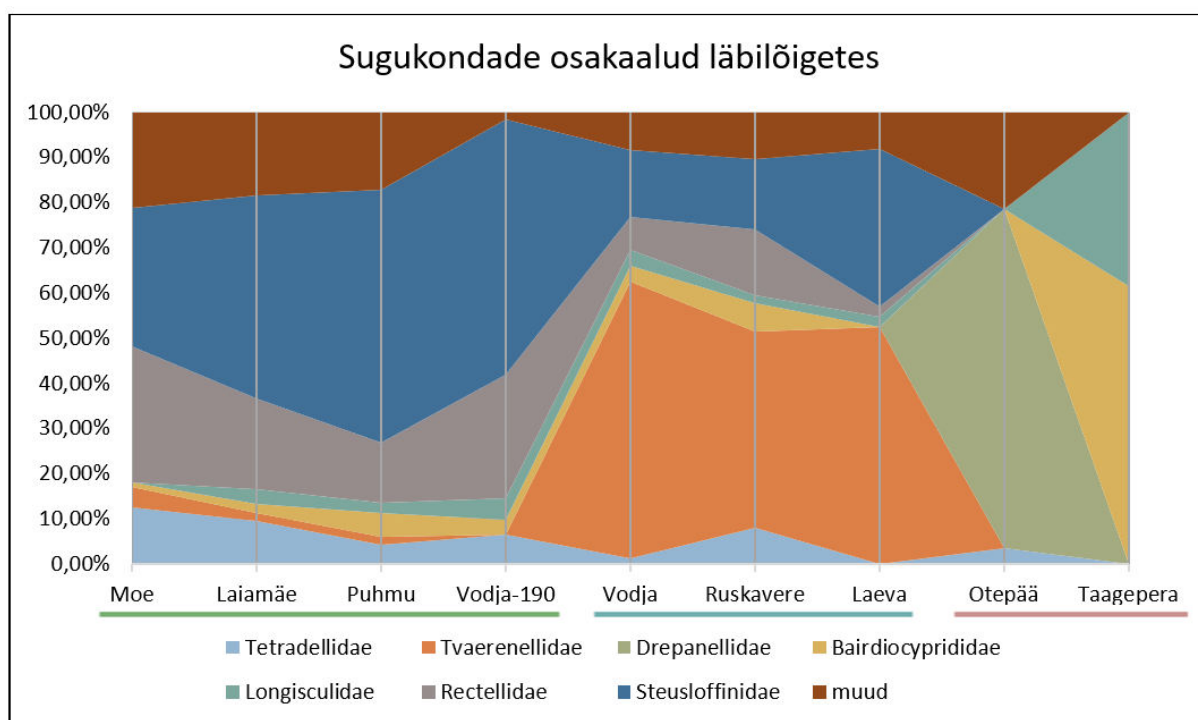
Tabel 3. Alamseltside osakaalud (isendite arvu arvestav) Vormsi lademes.

	Kõrgessaare kihistu	Tudulinna kihistu	Fjäckä kihistu	Vormsi lade
Podocopina	77%	39%	19%	51%
Metacopina	1%	0%	0%	0%
Paraparchitocopa	2%	2%	0%	2%
Platycopina	0%	2%	0%	1%
Palaeocopina	16%	56%	10%	28%
Binodicopina	1%	0%	68%	16%
Leiocopa	0%	2%	3%	1%
Eridostraca	3%	0%	0%	1%

Paleokopiinide osakaal kasvab hüppeliselt üleminekul Kõrgessaare kihistust (16%) Tudulinna kihistusse (56%) ning langeb taas üleminekul Fjäcka (10%) kihistus. Binodikopiinid esinevad peaaegu ainult Fjäcka kihistus, kus moodustavad ülekaaluka osa (68%) kogu materjalist.

Paleokopiinide ja binodikopiinide suhe Kõrgessaare kihistus on 16, Tudulinna kihistus 56, Fjäcka kihistus 0,15 ning Vormsi lademes 1,75. Metakopiinide osakaal on väike ning nende levila piirdub Kõrgessaare kihistuga.

Ootuspäraselt on madalamaveelises lübilõigetes sugukondade arv suurem ning osaliselt sellest tulenevalt ka üksikute sugukondade osakaalud väiksemad kui sügavamaveelistes lübilõigetes (joonis 15).



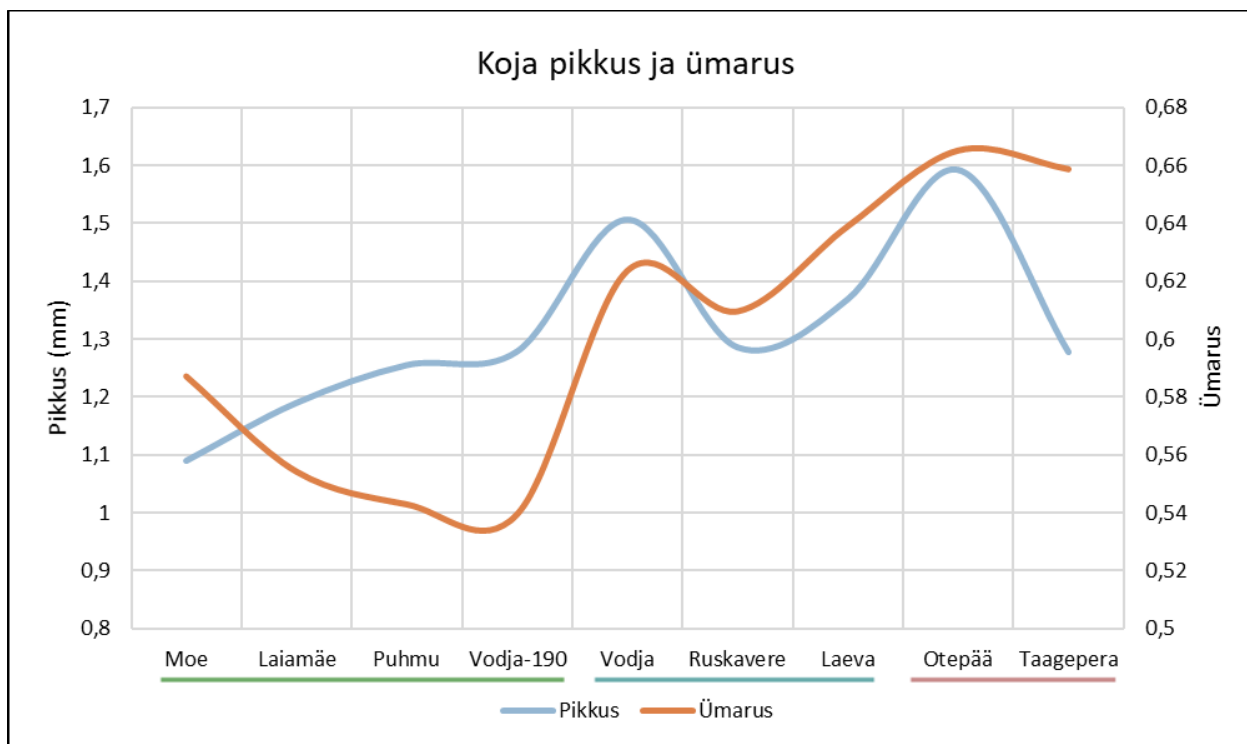
Joonis 15. Sugukondade suhteline arvukus lübilõigetes. Graafikul kajastuvad sugukonnad, mille osakaal vähemalt ühes kihistus on vähemalt 2%. Horisontaaltelg – lübilõiked profiilil (roheline – Kõrgessaare kihistu; sinine – Tudulinna kihistu; punane – Fjäcka kihistu); vertikaaltelg – suhteline arvukus.

Sugukondade koosseis muutub selgelt üleminekul Kõrgessaare kihistust Tudulinna kihistusse ning eriti oluliselt Tudulinna ja Fjäcka kihistu üleminekul. Podokopiinide kõrge osakaal Kõrgessaare kihistus on valdavalt seotud steusloffiniidide ja rektelliidide sugukondadega. Steusloffiniide esineb olulisel määral ka Tudulinna kihistus, kuid mitte Fjäcka kihistus. Tudulinna kihistus on suurim osakaaluga paleokopiinide sugukond Tvaerenellidae, mille osakaal tõuseb üleminekul Kõrgessaare kihistust Tudulinna kihistusse järsult. Fjäcka kihistus selle sugukonna esindajaid ei leidu, seevastu on arvukas binodikopiinide suurt osakaalu

tingiv drepanelliidide sugukond, mis esinebki praktiliselt vaid Fjäcka kihistus. Mõned paleokopiinide sugukonnad, nagu Hithidae ja Oepikellidae, esinevad vaid Kõrgessaare kihistus ja üsna vähearvuliselt. Paleokopiinide ja binodikopiinide sugukondade suhted on Kõrgessaare kihistus 4:1, Tudulinna kihistus 5:3 ning Fjäcka kihistus 2:1.

5.4. Kvantitatiivsete tunnuste muutused profiilil

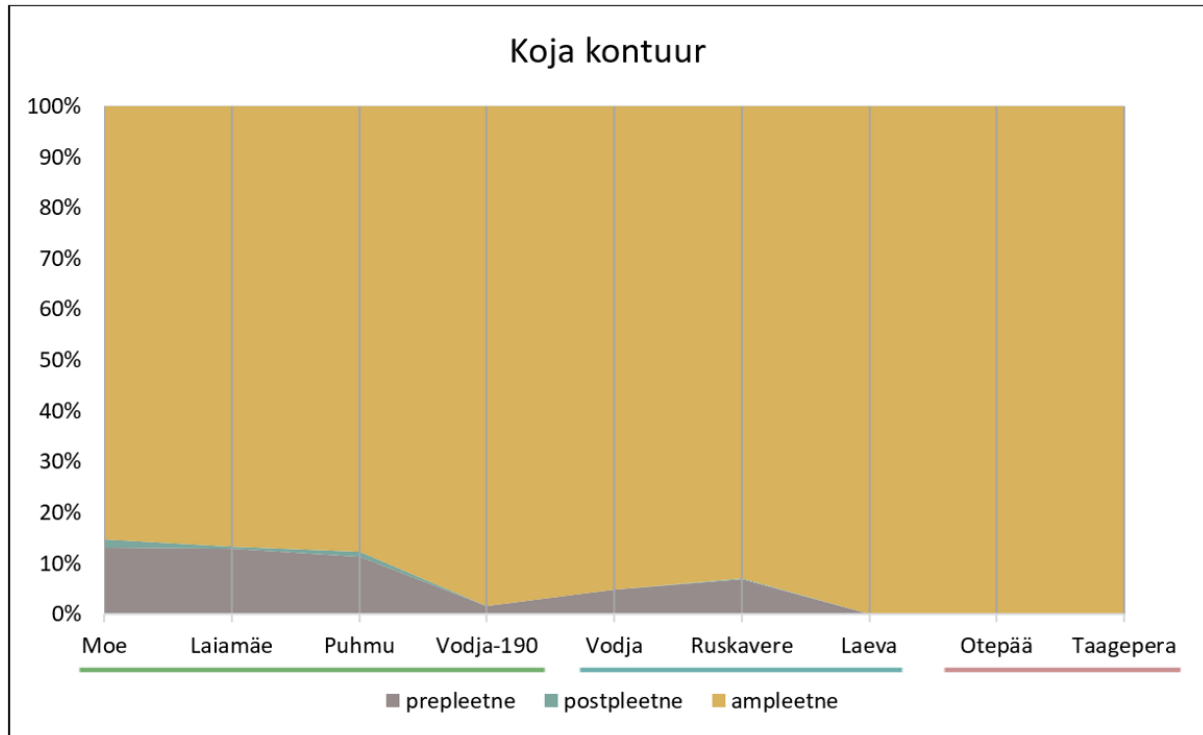
Isendite arvu arvestav keskmine koja pikkus läbilõigetel muutub vahemikus 1,09 – 1,28 mm ning isendite arvu arvestav keskmine koja ümarus (ümarus = pikkus : kõrgus) läbilõigetel on 0,54 – 0,67. Teostati korrelatsioonanalüüsid, mis kinnitavad seoseid läbilõigete järjestuse ja isendite arvu arvestavate koja keskmiste dimensioonide vahel. Koja ümaruse ja läbilõigete järjestuse vahel on tugev seos ($R = 0,82$; $p < 0,001$) ning ilmneb trend, kus koja ümarus suureneb lõunapoolsemate läbilõigete suunas ning on suurim Taagepera läbilõikes (joonis 16). Kaalutud keskmine koja ümarus kasvab järsult Tudulinna kihistu põhjapoolseimas läbilõikes. Koja pikkuse ja läbilõigete järjestuse vahel on mõõdukas seos ($R = 0,65$; $p < 0,05$) ning profiilil avaldub trend, kus pikkus kasvab lõunapoolsemate läbilõigete suunas. Otepää läbilõikes on keskmiselt kõige pikema kojaga ostrakoodid.



Joonis 16. Koja kaalutud keskmine (isendite arvu arvestav) pikkus ja ümarus läbilõigetel. Horisontaaltelg – läbilõiked profiilil (roheline – Kõrgessaare kihistu; sinine – Tudulinna kihistu; punane – Fjäcka kihistu); vasak vertikaaltelg – kaalutud keskmine koja pikkus (mm); parem vertikaaltelg – kaalutud keskmine koja ümarus (koja kõrguse ja pikkuse suhe).

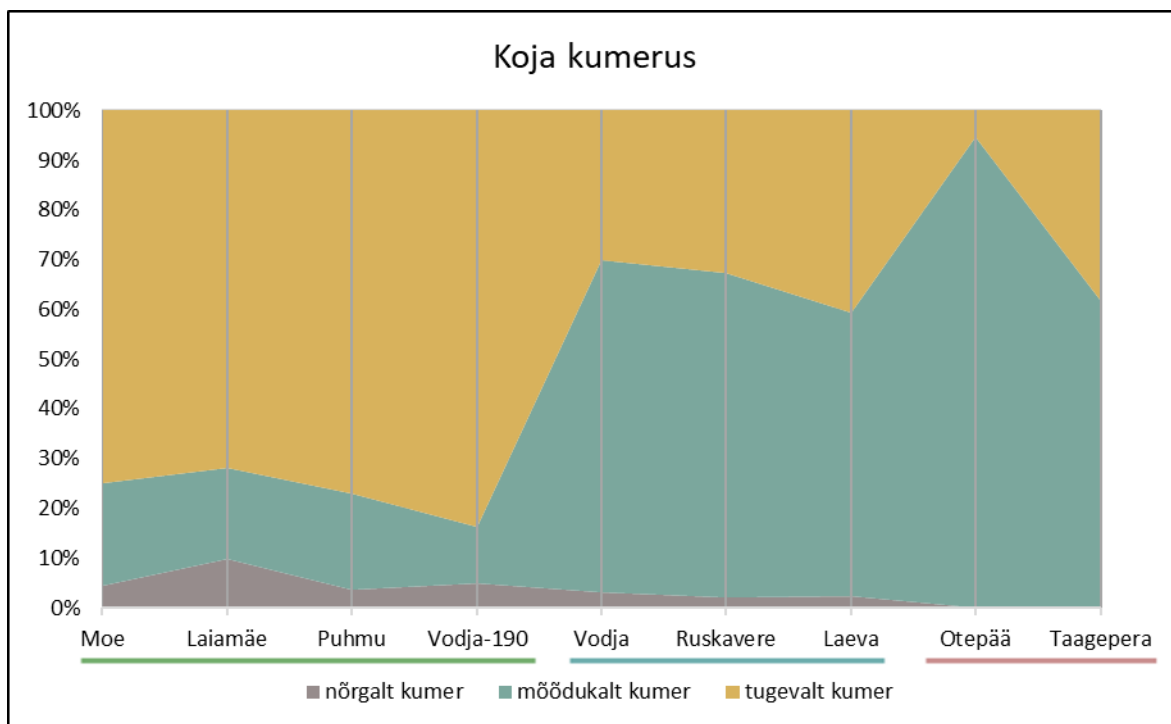
5.5. Kvalitatiivsete tunnuste muutused profiilil

Analüüsitud materjalis on ülekaalukalt suurim roll ampleetse või peaaegu ampleetse kojaga liikidel (joonis 17). Kõrgessaare ning Tudulinna kihistus leidub vähesel määral ka prepleetse ning postpleetse kojaga liike, Kõrgessaare kihistus veidi rohkem kui Tudulinna kihistus.

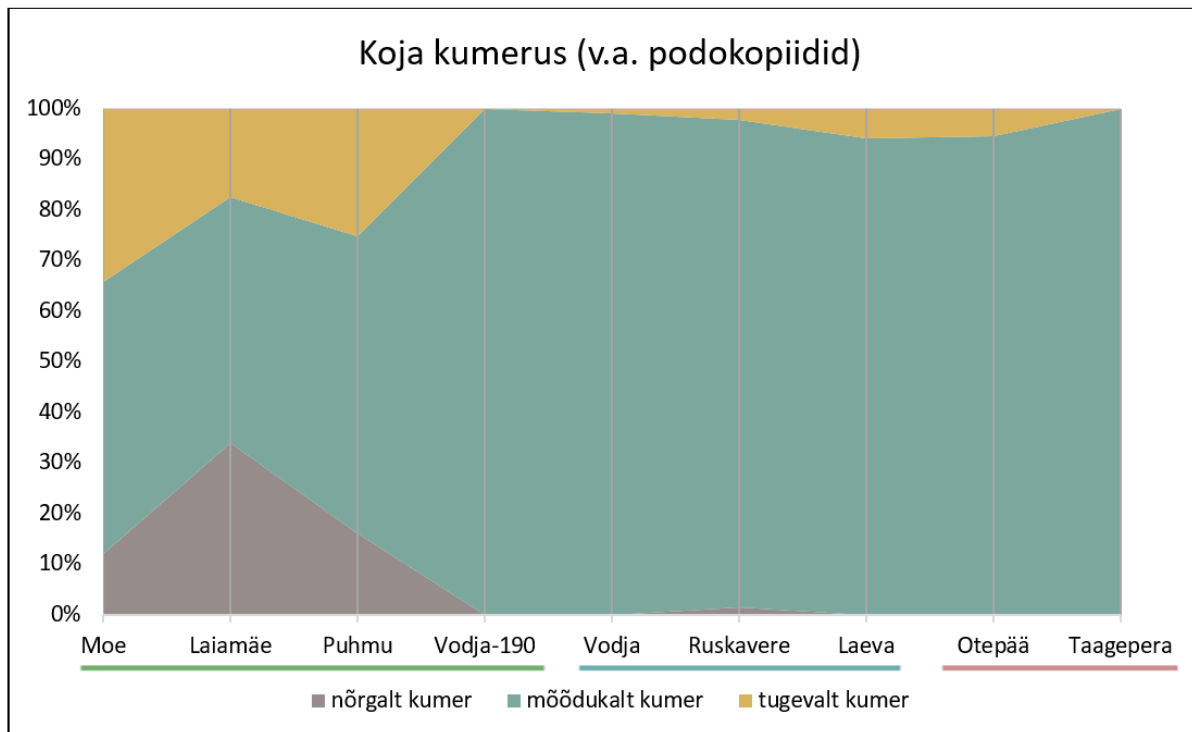


Joonis 17. Koja kontuur läbilõigetel. Ampleetse koja kategooriasse kuuluvad ka peaaegu ampleetse kojaga liigid. Horisontaaltelg – läbilõiked profiilil (roheline – Kõrgessaare kihistu; sinine – Tudulinna kihistu; punane – Fjäcka kihistu); vertikaaltelg – suhteline arvukus.

Tugevalt kumera kojaga liikide osakaal on ülekaalukalt suurim põhjapoolsemates läbilõigetel ning langeb järsult Tudulinna kihistu põhjapoolseimas läbilõikes, loovutades positsiooni mõõdukalt kumera kojaga liikidele (joonis 18). Nõrgalt kumera kojaga liigid levivad väheselt määral vaid Kõrgessaare ja Tudulinna kihistu läbilõigetel. Mitte-podokopiididest ostrakoodide koja kumerus on madalaveelisemates läbilõigetel mitmekesine, kuid juba Vodja-190 läbilõikest profiili lõpuni levivad peaaegu ainult mõõduka kumerusega kojaga liigid (joonis 19). Märkimisväärselt toimub muutus koja kumeruses juba Kõrgessaare kihistu lõunaosas, mitte Tudulinna kihistu põhjapoolseimas läbilõikes nagu taksonoomilised muutused (joonised 13–15).

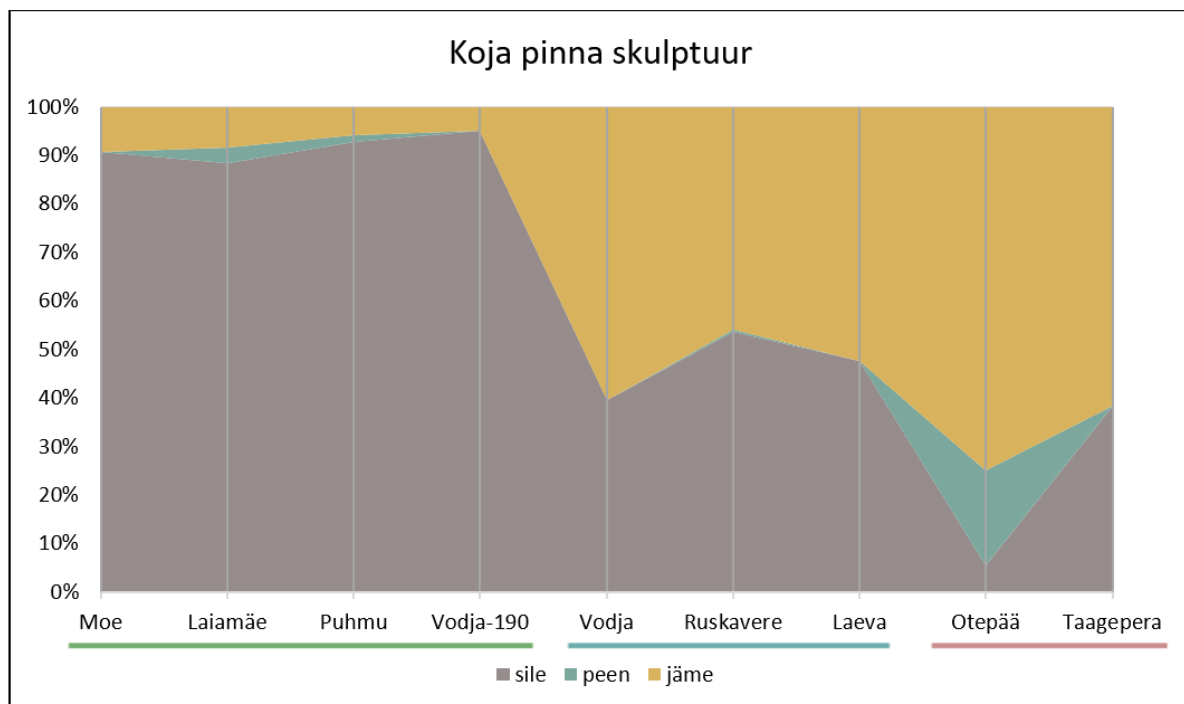


Joonis 18. Koja kumerus. Horisontaaltelg – läbilõiked profiilil (roheline – Kõrgessaare kihistu; sinine – Tudulinna kihistu; punane – Fjäcka kihistu); vertikaaltelg – suhteline arvukus.

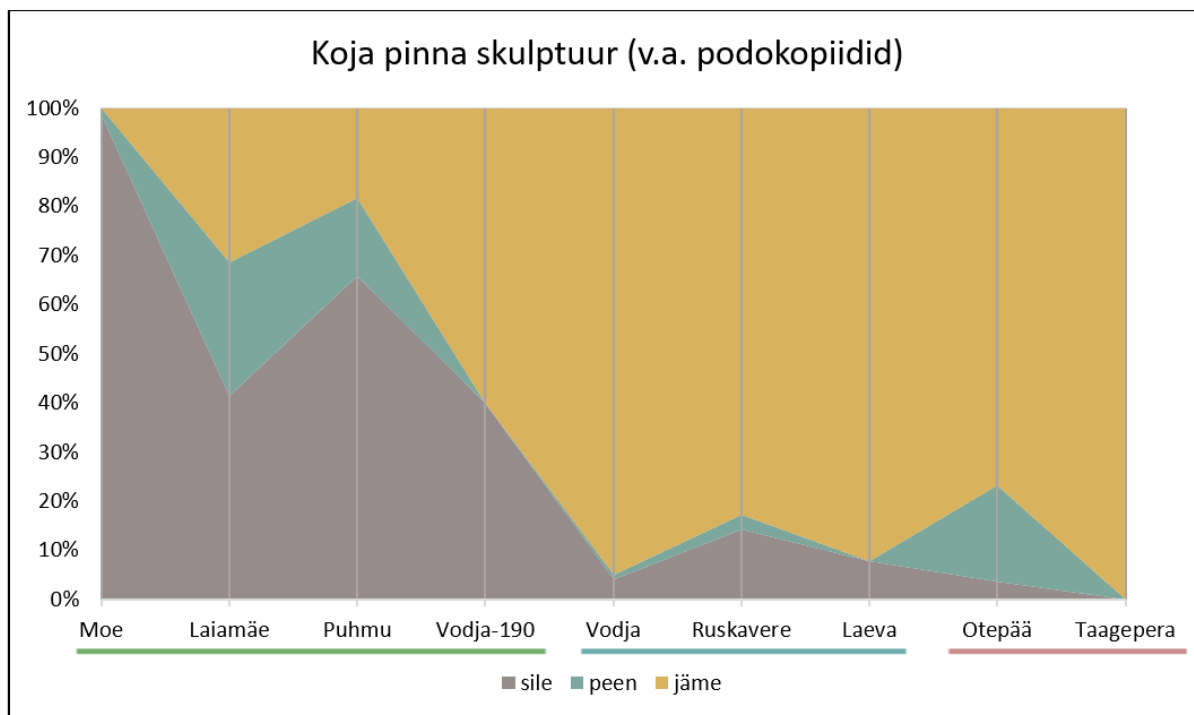


Joonis 19. Koja kumerus (v.a. podokopiidid). Horisontaaltelg – läbilõiked profiilil (roheline – Kõrgessaare kihistu; sinine – Tudulinna kihistu; punane – Fjäcka kihistu); vertikaaltelg – suhteline arvukus.

Koja pinna skulptuuris esineb profiilil ilmne trend, kus madalaveelisemates läbilõigetel domineerivad siledakojalised liigid ning sügavaveelisemates läbilõigetel jämedamustrilise kojaga liigid (joonis 20). Tähelepanuväärne on, et profiilil esineb sama trend ka Kõrgessaare kihistus domineerivaid siledakojalisi podokopiide arvestamata (joonis 21). Siledakojaliste ostrakoodide osakaal on ülekaalukas Kõrgessaare kihistus, langeb järsult Kõrgessaare ja Tudulinna kihistute piiril ning jätkab langust kuni Lõuna-Eestini. Jämedamustrilise kojaga liikide levikumuster on sileda kojaga liikide levikumustrile vastupidine. Peenemustrilise kojaga liike on vähe ning nende levikus ei avaldu märkimisväärset mustrit.

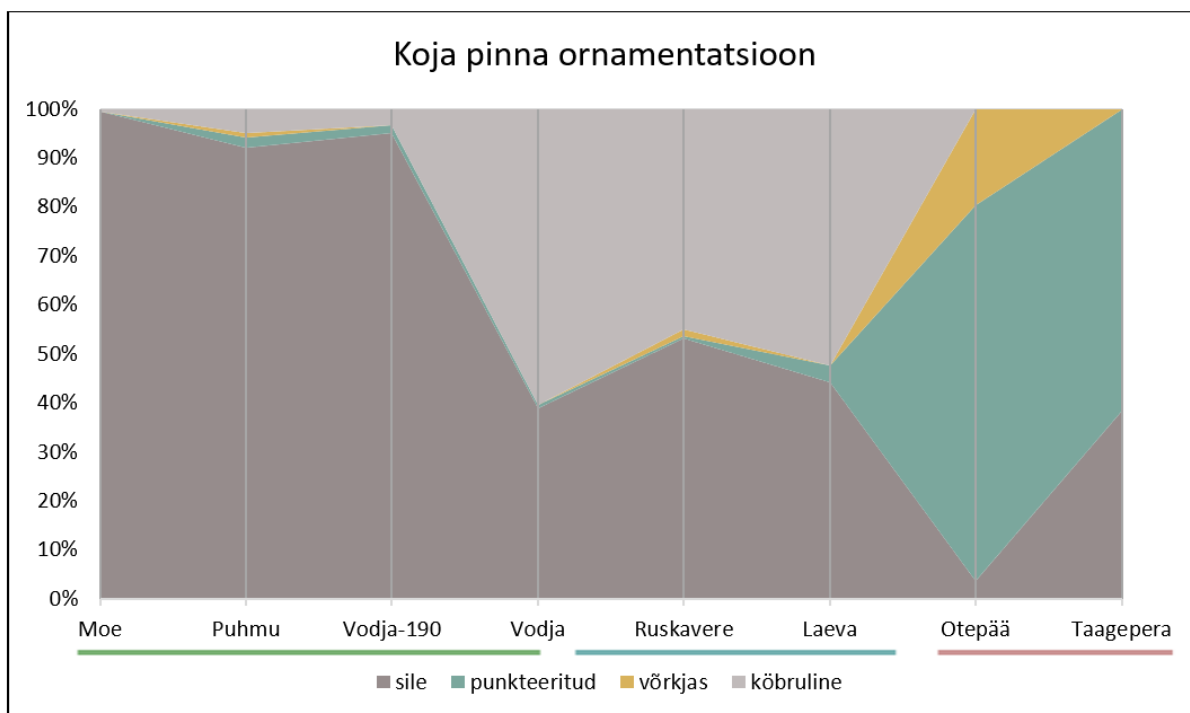


Joonis 20. Koja pinna skulptuur. Horisontaaltelg – läbilõiked profiilil (roheline – Kõrgessaare kihistu; sinine – Tudulinna kihistu; punane – Fjäcka kihistu); vertikaaltelg – suhteline arvukus.

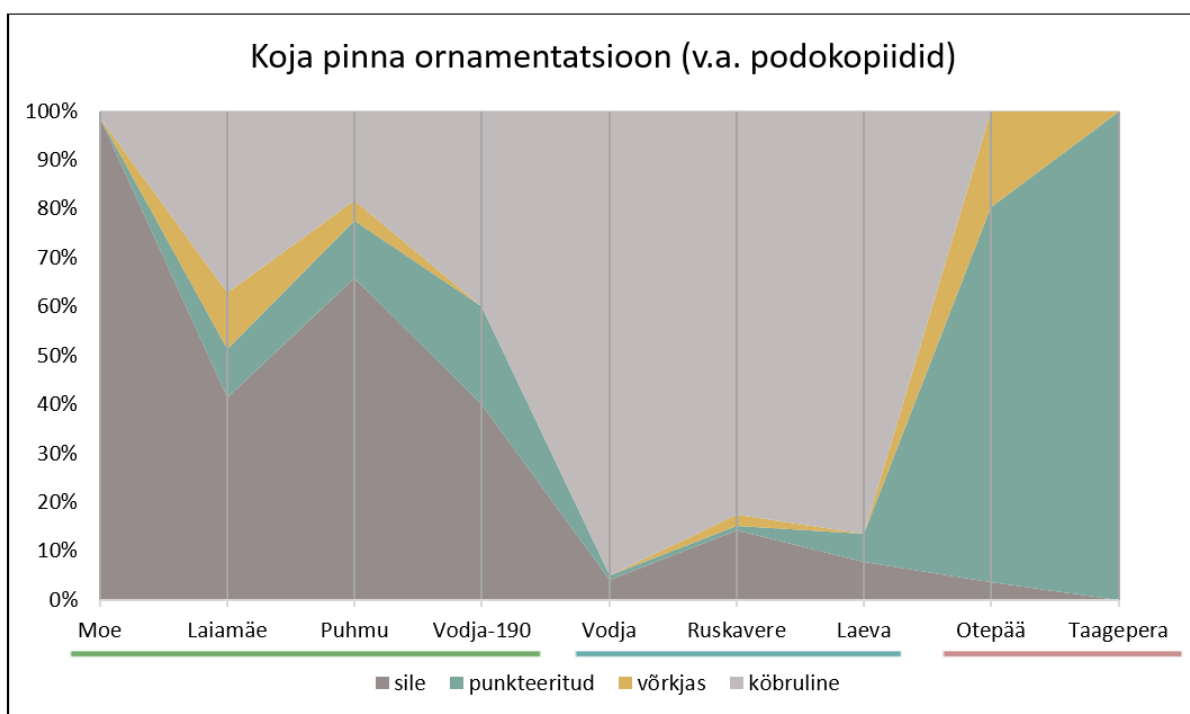


Joonis 21. Koja pinna skulptuur (v.a. podokopiidide selts). Horisontaaltelg – läbilõiked profiilil (roheline – Kõrgessaare kihistu; sinine – Tudulinna kihistu; punane – Fjäcka kihistu); vertikaaltelg – suhteline arvukus.

Ostrakoodide kojad on üldjuhul ornamenteeritud punkteeritult, võrkjalt või kõbruliselt (granuleeritult). Nagu eelneval joonisel selgus, on Kõrgessaare kihistus ülekaalukas osa siledakojalistel, ornamenteerimata ostrakoodidel. Tudulinna kihistus domineerivad kõbrulise kojaga liigid, kuid leidub ka siledakojalisi liike, millest suurema osa moodustavad podokopiidid (joonis 22). Fjäcka kihistu ostrakoodid on valdavalt punkteeritud kojaga ning kõbrulise kojaga liigid sinna ei levi. Võrkja kojaga liikide levikumustris ei ilmne olulist trendi. Sarnased trendid esinevad ka mitte-podokopiididest ostrakoodidel (joonis 23).

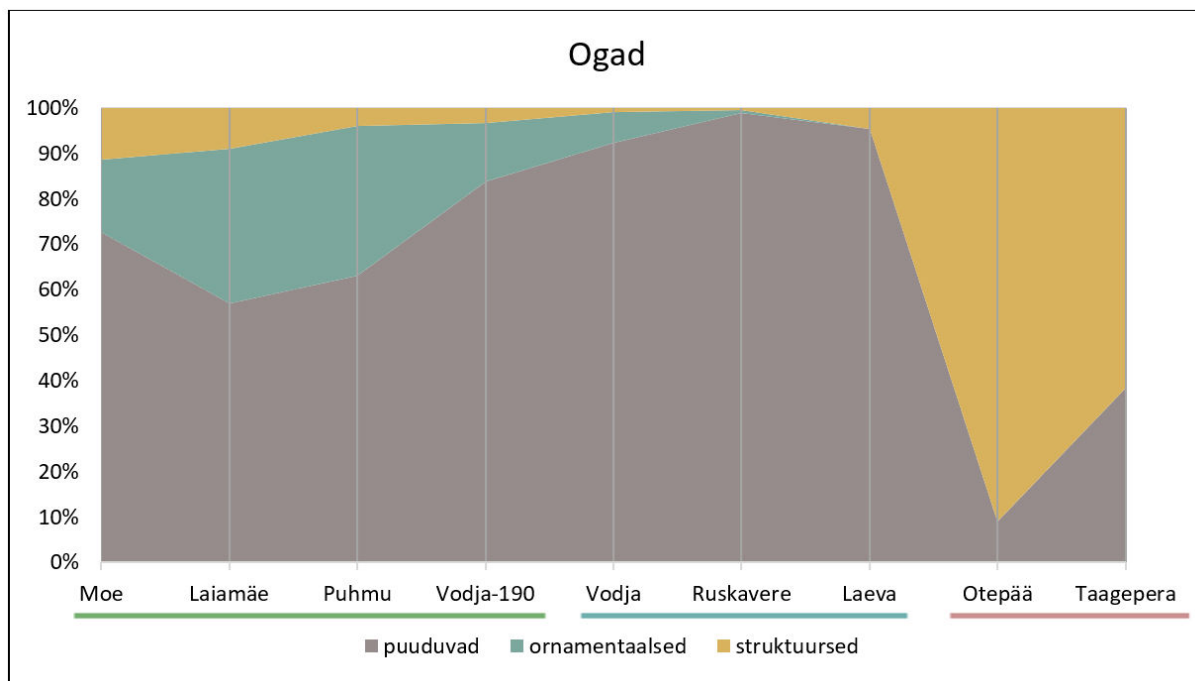


Joonis 22. Koja pinna ornamentatsioon. Horisontaaltelg – läbilõiked profiilil (roheline – Kõrgessaare kihistu; sinine – Tudulinna kihistu; punane – Fjäcka kihistu); vertikaaltelg – suhteline arvukus.



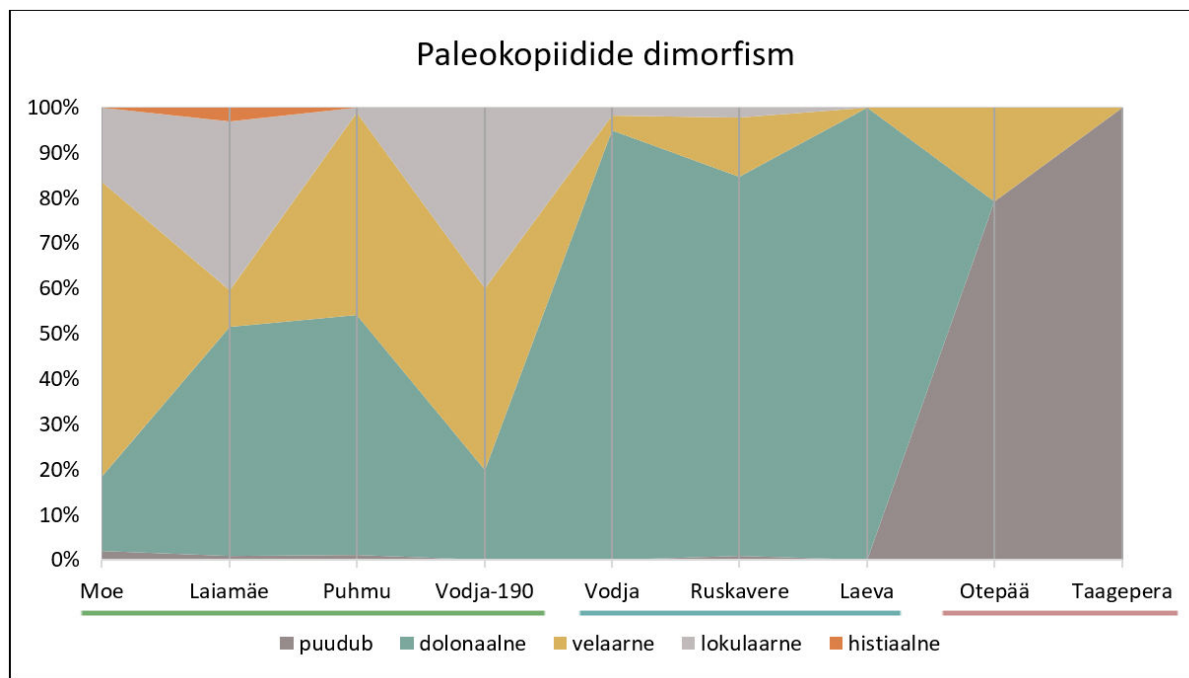
Joonis 23. Koja pinna ornamentatsioon (v.a. podokopiidide selts). Horisontaaltelg – läbilõiked profiilil (roheline – Kõrgessaare kihistu; sinine – Tudulinna kihistu; punane – Fjäcka kihistu); vertikaaltelg – suhteline arvukus.

Kõrgessaare ja Tudulinna kihistute ostrakoodid on valdavalt ogadeta kojaga ning Fjäcka kihistu ostrakoodid struktuursete ogadega kojaga (joonis 24). Kõrgessaare kihistus leidub vähesel määral ka ornamentaalsete ogadega liike, mille osakaal väheneb kuni Tudulinna kihistu põhjapoolseima läbilõikeni, millest sügavaveelisematesse läbilõigetesse ornamentaalsete ogadega liigid ei levi.



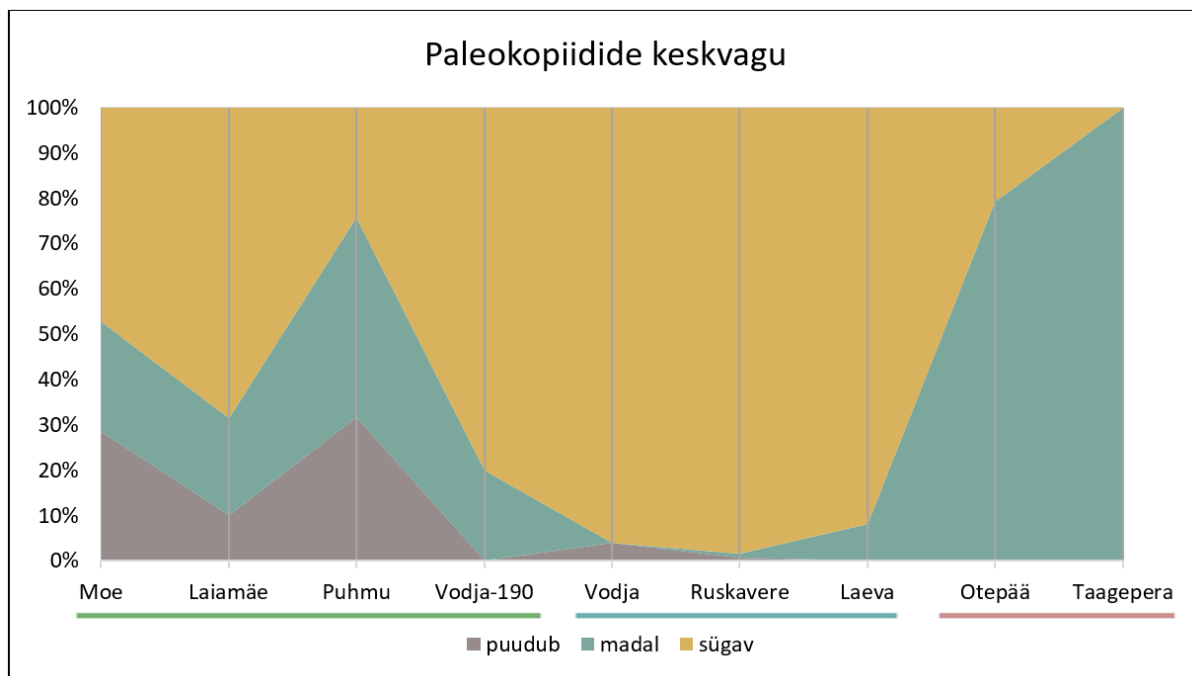
Joonis 24. Koja pinna ornamentatsioon (v.a. podokopiidide selts). Horisontaaltelg – läbilõiked profiilil (roheline – Kõrgessaare kihistu; sinine – Tudulinna kihistu; punane – Fjäcka kihistu); vertikaaltelg – suhteline arvukus.

Kõrgessaare kihistu paleokopiididel esineb kõiki analüüsitud dimorfismi tüüpe ning ühelgi neist ei ole oluliselt suuremat osakaalu kui teistel. Tudulinna kihistus domineerib dolonaalne dimorfism, mis on seotud tvaerenelliidide sugukonna suure osakaaluga (joonis 25). Fjäcka kihistus on paleokopiididest levinud mittedimorfised binodikopiinid. Histiaalset dimorfismi esineb väga vähesel määral vaid Kõrgessaare kihistus.



Joonis 25. Paleokopiidide teadaolev dimorfism. Horisontaaltelg – läbilõiked profiilil (roheline – Kõrgessaare kihistu; sinine – Tudulinna kihistu; punane – Fjäcka kihistu); vertikaaltelg – suhteline arvukus.

Paleokopiidide keskvaio morfoloogia on Kõrgessaare kihistus väga mitmekesine. Esineb nii sügava kui madala keskvaoga liike ning ka keskvaota liike (joonis 26). Suure tvaerenelliidide sugukonna osakaaluga Tudulinna kihistus esinevad peaaegu ainult sügava keskvaoga paleokopiidid ning Fjäckä kihistus domineerivad madala keskvaoga drepanelliidid.



Joonis 26. Koja pinna ornamentatsioon (v.a. podokopiidide selts). Horisontaaltelg – läbilõiked profiilil (roheline – Kõrgessaare kihistu; sinine – Tudulinna kihistu; punane – Fjäckä kihistu); vertikaaltelg – suhteline arvukus.

6. Arutelu

Käesolevas töös analüüsitud Vormsi lademe ostrakoodid on valdavalt podokopiidid (52%). Paleokopiine ja binodikopiine on vastavalt 28% ja 16% ning leiokopiide 3% analüüsitud ostrakoodidest. Isendite arvu arvestatavat taksonoomilist jaotust ei ole varem Vormsi lademe ega ka teiste lademetega kohta avaldatud ning seetõttu võrdlusmoment praegu veel puudub. Vormsi lademes on paleokopiidide sugukondi 9 ning binodikopiinide sugukondi 4 (suhe 2:1). Kõrgessaare kihistus on vastav suhe 4:1, Tudulinna kihistus 5:3 ning Fjäcka kihistus 2:1. Liikide esinemise järgi on nii podokopiide kui paleokopiine 40%, binodikopiine 9% ning leiokopiide 8% kõikidest liikidest. See erineb mõnevõrra Meidla (1996) töö tulemustest, mille kohaselt on Vormsi lademes podokopiidide liike 35%, paleokopiinide liike 41%, binodikopiinide liike 8% ning leiokopiidide liike 6% kõikidest liikidest. Vähene erinevus võib tuleneda läbilõigete valikust, kus Meidla (1996) analüüsis kogu Eesti ala, kuid käesoleva töö raames konstrueeriti vaid üks profiil Ida-Eestisse.

Vannier ja tema kaasautorid analüüsisid (Vannier et al., 1989) Vormsi lademele vastavas Baltoskandia Ülem-Ordoviitsiumi ladestiku ülemises osas ostrakoodiliikide esinemist ning leidsid, et enamus liikidest on paleokopiinid (40%) ja binodikopiinid (20%). Lisaks leiti, et 12% liikidest kuulub podokopiidide ning 1% liikidest leiokopiidide hulka. Paleokopiinide sugukondi kirjeldati 10 ning binodikopiinide sugukondi 6 (suhe 2:1).

Vannier ja tema kaasautorite tulemused vastavad osaliselt käesoleva töö tulemustele. Mõlema töö järgi on paleokopiinide ja binodikopiinide sugukondade suhe 2:1, mida Vannier peab karbonaatse šelfiala indikaatoriks ning Vormsi lade on kahtlemata sellise geneesiga. Peab tähelepanu pöörama sellele, et šelfiala piires on paleokopiinide ja binodikopiinide sugukondade suhted väga erinevad. Fjäcka kihistus, milles isendite arvult domineerivad kahtlemata binodikopiinid, on paleokopiinide sugukondi rohkem (suhe 2:1). Näib, et läbilõike ostrakoodikoosluse iseloomustamiseks ei ole sugukondade suhted väga informatiivsed. Väga suur erinevus on aga kõrgemate taksonoomiliste gruppide jaotuses. Käesoleva töö järgi domineerivad Vormsi lademe liikidest podokopiidid ja paleokopiinid, kuid Vannier ja kaasautorid nimetavad selles intervallis dominantideks hoopis paleokopiine ja binodikopiine. Taksonoomiliste gruppide osakaalude erinevuse põhjus on ebaselge. Lahknevuste põhjuste selgitamisele võiksid esmajärjekorras kaasa aidata samal metoodikal põhinevad uuringud Eesti läbilõigetes teistel stratigraafilistel tasemetel.

Vormsi lademes on ostrakoodide mitmekesisus suurim madalaveelisemates läbilõigetel ning langeb sügavaveelisemate läbilõigete suunas. Tulemus on kooskõlas Bandeli ja Beckeri (1975) tööga, mille järgi madalaveelisemates piirkondades on suurem liikide arv kui sügavaveelisemates piirkondades. Beckeri (1971) Devoni rififaatsiese mudeli järgi on aga madalaveelisemas rifiesisel alal oluliselt väiksem liikide arv kui sügavamas šelfiosas. Bretzky ja Lorenzi (1970) üldine paleoökoloogiline mudel kirjeldab sarnaselt Beckeri (1971) tööle kaldalähedasi ehk ebastabiilseid piirkondi madala diversiteediga koosluste levialaks ning kaldakauged ehk stabiilseid piirkondi kõrge diversiteediga koosluste levialaks. Vormsi lademes puuduvad kaldalähedased kõrge vee-energia tingimustes tekkinud kivimid ning võib eeldada, et kirjeldatud madalaima diversiteediga piirkonnad on tänaseks päevaks erodeeritud. Käesolev töö täiendab Bretzky ja Lorenzi (1970) paleoökoloogilist mudelit, täpsustades, et kuigi karbonaatsel šelfil madala vee-energia tingimustes on ostrakoodide diversiteet kõrge, kahaneb see korrelatsioonis sügavusega. Beckeri (1971) ja Vormsi lademe mudelid on tõenäoliselt rifikeha suhtes sügavaveelisemates avašelfi piirkondades sarnased, mistõttu jääb selgusetuks, mis põhjustel on trendid ostrakoodikoosluste diversiteedis vastupidised.

Profiilil ilmneb taksonoomiline järgnevus, kus madalaveelisemat karbonaatsel faatsiest asustavad podokopiinid, keskmise sügavusega savikat karbonaatsel faatsiest paleokopiinid ning sügavamaveelist klastilist faatsiest binodikopiinid. Tulemus vastab osaliselt Vannier et al. (1989) tööle, mille järgi karbonaatsel platvormil domineerivad paleokopiinid ning klastilises faatsieses binodikopiinid. Kõrgessaare kihistu litoloogia osutab aga ilmselgelt karbonaatsel avašelfile ning on arusaamatu, mis põhjustel Vannier ja tema kaasautorid sealsetes kivimites ülekaaluka osa moodustavaid podokopiide on ignoreerinud. Vormsi lademe setteprotsess toimus madala vee-energia tingimustes, mistõttu on töö tulemused kooskõlas Bandeli ja Beckeri (1975) järeldustega, milles nimetati podokopiide madala vee-energiaga piirkondade ostrakoodideks. Töö tulemused on vastuolus Vannier et al. (1989) töö tulemustega, mille järgi binodikopiinid domineerivad kõrgema vee-energiaga ja/või ebastabiilsemas keskkonnas. Näib, et podokopiidide ja binodikopiinide levikut piirav tegur on pigem substraaditüüp ning Vormsi lademe valdavalt madala vee-energia tingimustel ei ole vee-energia tase nende levikut oluliselt mõjutanud.

Ostrakoodide koja keskmine pikkus ja sellest tulenevalt ka koja suurus kasvab Vormsi lademe fatsiaalsel gradiendil sügavaveelisemate läbilõigete suunas. Tulemused on kooskõlas Bensoni (1961) mõjuka tööga, mille järgi levivad väikesekojalised ostrakoodid madalaveelise piirkonnaga seotud jämedateralises settes. Devoni ajastu šelfifaatsiese profiilil kirjeldab

Becker (1971) rifiesist ala kui suurte kodadega liikide domineeritud piirkonda ning sügavamalt šelfiosa kui väikesekojaliste liikide domineeritud piirkonda. Käesoleva töö tulemused vastanduvad osaliselt Beckeri tööle. Vormsi eal ei olnud siinsete piirkondade vee-energia tase kindlasti võrreldav rififaatsiese vee-energia tasemega, kuid rifivööndi suhtes sügavaveelisemates avašelfi piirkondades, kus vee-energiate tasemed Saksamaa Devonis ja Vormsi lademe profiilidel olid tõenäoliselt lähedased, muutub Beckeri mudelis kojasuurus fatsiaalsel gradiendil väiksemaks, kuid Vormsi lademes muutub see suuremaks. Võimalik, et erinevused on põhjustatud meetodika erinevusest – käesolev töö kirjeldab igat esinemist liigile omase maksimaalse parameetriga (täiskasvanud isendi mõõtmatega), kuid ei saa välistada, et Becker dokumenteeris reaalseid suurus, sealhulgas ka juveniilide omi. Sellisel juhul peaksid sama liiki ostrakoodide dimensioonid erinema vastavalt fatsiaalsele vööndile, mis ei näi olevat kooskõlas tänaste ettekujutustega ostrakoodide süstemaatikast ja ontogeneesist, või oleksid pidanud juveniilid ja täiskasvanud asustama erinevaid territooriume. Viimaste hüpoteeside selgitamine vajab edasisi uuringuid.

Käesolev töö näitab esmakordselt kvantitatiivselt ostrakoodide koja ümaruse tugevat sõltuvust fatsiaalsest gradiendist. Koja ümarus suureneb sügavaveelisemate ja peeneteralisemate läbilõigete suunas, tehes suurima tõusu põhjapoolseimas Tudulinna kihistu läbilõikes. Kvantitatiivsed tulemused – Vormsi lademes ostrakoodide koja ümaruse suurenemine terasuuruse vähenedes – vastanduvad Bensoni (1961) tööle, milles leiti, et jämedateralisemas settes levivad ümaramad liigid ning peeneteralisemas settes piklikumad liigid.

Ostrakoodide koja kontuuri muutuseid profiilil ei ole varem kirjeldatud. Analüüsist selgus, et Vormsi lademes on ülekaalukaim roll ampleetse või peaaegu ampleetse kojaga liikidel ning suhteliselt haruldaste prepleetsete ja postpleetsete kodadega liikide leviala sügavaveelisemasse Fjäcka kihistusse ei ulatu.

Muutuseid ostrakoodide koja kumeruses fatsiaalsel gradiendil kirjeldatakse antud töös esmakordselt. Vormsi lademe madalaveelisemas suure podokopiidide osakaaluga Kõrgessaare kihistus domineerivad tugevalt kumera kojaga liigid. Sügavaveelisemates Tudulinna ja Fjäcka kihistutes on valdavalt mõõdukalt kumera kojaga liigid ning nõrgalt kumera kojaga liigid levivad väheselt määral vaid Kõrgessaare ja Tudulinna kihistutes. Mitte-podokopiididest ostrakoodidest esineb madalaveelisemates läbilõigetel nii nõrga, mõõduka kui tugeva kumerusega liike ning juba Kõrgessaare kihistu lõunaosas muutuvad valdavaks mõõduka koja

kumerusega mitte-podokopiidid. Võib väita, et sügavaveelisemates piirkondades on eelistatud mõõdukas koja kumerus.

Vormsi lademe ostrakoodide koja skulptuuris ilmneb fatsiaalsel gradiendil trend, kus siledakojalised ostrakoodid esinevad valdavalt madalaveelisemates läbilõigetes ning jämedamustrilise kojaga ostrakoodid esinevad valdavalt sügavaveelisemates läbilõigetes. Tähelepanuväärne on, et trend ilmneb ka mitte-podokopiididest ostrakoodide puhul. Madalaveeliseimas Kõrgessaare kihistus on ülekaalukas osa siledakojalistel ostrakoodidel, keskmise sügavusega Tudulinna kihistus domineerivad kõbrulise kojaga liigid ning sügavaveelisema Fjäcka kihistu ostrakoodid on valdavalt punkteeritud kojaga. Bensoni (1961) töö järgi levivad robustse kojaga ostrakoodid jämedateralisemas settes ning siledapinnalised ostrakoodid peeneteralisemas settes. Bandel ja Becker (Bandel and Becker, 1975; Becker, 1971) on jõudnud Bensoniga sarnastele järeldustele, jaotades kõrge vee-energiaga piirkonnad robustse kojaga ostrakoodide levialaks ning madala vee-energiaga piirkonnad siledakojaliste ostrakoodide levialaks. Käesoleva töö tulemused on selges vastuolus kõikide varasemate teadmistega ostrakoodide koja skulptuuri muutustest fatsiaalsel gradiendil, kuid pilti mõjutab see, et Vormsi ea rannalähedaste, kõrge vee-energiaga faatsioste kohta puudub geoloogilistel põhjustel teave, sest vastavad kihid on täielikult erodeeritud.

Madalaveelisema tekkega Kõrgessaare ja Tudulinna kihistus levivad valdavalt ogadeta liigid, sügavaveelisemas Fjäcka kihistus domineerivad struktuursete ogadega liigid. Ornamentaalsed ogadega liike leidub vähesel määral vaid madalaveelisemates läbilõigetes. Bandel ja Becker (1975) seostasid ogadega liike madala vee-energiaga piirkondadega, vastupidiselt Bensonile (1961), kes seostas ogalise kojapinnaga liike jämedateralisema settematerjaliga. Antud töö tulemused on kooskõlas mõlema autori järeldustega, eeldusel, et Bandel ja Becker pidasid silmas struktuurseid ogasid ning Benson ornamentaalseid ogasid. Tõenäoliselt on sügavaveelistes piirkondades levinud struktuursetel ogadel füsioloogiline funktsioon (Henningsmoen, 1965) ning madalaveelistes piirkondades esinevad ornamentaalsed ogad muudavad koja mehaanilistele mõjutustele vastupidavamaks (Benson, 1961).

Esmakordselt analüüsiti ka muutusi paleokopiidide dimorfismitüüpide levikus fatsiaalsel gradiendil. Madalaveelisema Kõrgessaare kihistu paleokopiididel esineb dolonaalset, velaarset, histiaalset ja lokulaarset dimorfismi. Keskmise sügavusega suure tetradelliidide osakaaluga Tudulinna kihistu paleokopiididel domineerib ülekaalukalt dolonaalne dimorfism ning sügavaveelisemas Fjäcka kihistus esinevad peaaegu ainult mittedimorfised

binodikopiinid. Analüüsist järeldub, et paleokopiidide dimorfismi mitmekesisus fatsiaalsel gradiendil kahaneb ning dimorfsete liikide esinemissagedus väheneb kuni dimorfismi kadumiseni profiili sügavaveeliseimas läbilõikes.

Paleokopiidide keskvaol on füsioloogiliselt väga oluline roll, kuid fatsiaalsel gradiendil ei ole muutuseid selle morfoloogias kirjeldatud. Sarnaselt dimorfismiga on madalaveelisemas Kõrgessaare kihistikus paleokopiidide keskvaol morfoloogia väga mitmekesine, mis on tõenäoliselt seotud selle piirkonna kõrgema liigilise diversiteediga. Keskmise sügavusega Tudulinna kihistus levivad peaaegu ainult sügava keskvaoga paleokopiidid ning sügavaveelisemas Fjäcka kihistus peaaegu ainult madala keskvaoga paleokopiidid. Keskvaota paleokopiidide levik piirdub madalaveelisemate läbilõigetega.

Kõik eelnimetatud järeldused ostrakoodide morfoloogiliste tunnuste muutustest fatsiaalsel gradiendil kehtivad käesoleva töö järgi vaid Vormsi lademe kohta. Selleks, et analüüsitud morfoloogilisi parameetreid saaks kasutada keskkonnaparametrite interpreteerimiseks kogu Ordoviitsiumi ja Siluri ladestu ulatuses, on kindlasti tarvis teha sarnaseid uuringuid ka teistes lademetes.

7. Kokkuvõte

Käesoleva töö raames analüüsiti Vormsi lademe rikkaliku ostrakoodifauna morfoloogiliste tunnuste muutuseid fatsiaalsel gradiendil, eesmärgiga leida morfoloogilisi parameetreid, mille muutustes kajastuvaid trende saaks seostada paleokeskkonna parameetritega. Esmakordselt analüüsiti kvantitatiivselt ostrakoodide koja ümaruse, kontuuri, kumeruse ja ogalisuse ning paleokopiidide dimorfismi ja keskvaio muutusi fatsiaalsel gradiendil. Lisaks analüüsiti koja pinna skulptuuri ja ornamentika muutusi profiilil ning avaldati isendite arvu arvestav taksonoomiline jaotus Vormsi lademes.

Isendite arvu arvestava taksonoomilise jaotuse järgi kuulub suurem osa Vormsi lademe ostrakoodidest podokopiidide seltsi. Isendite arvult järgmised taksonoomilised grupid kahanevas järjekorras on paleokopiinid, binodikopiinid ning leiokopiidid. Suurima liigilise mitmekesisusega on nii käesoleva töö kui Meidla, 1996 töö kohaselt podokopiidid ja paleokopiinid. Vannier ja tema kaasautorid (1989) peavad samaaegseid kivimeid paleokopiinide ja binodikopiinide liikide domineeritud faatsiesteks. Taksonoomiliste gruppide osakaalude erinevuse põhjus on ebaselge ning viitab edasiste uuringute vajadusele. Paleokopiinide ja binodikopiinide sugukondade suhe Vormsi lademes on 2:1, mis Vannier ja tema kaasautorite järgi on karbonaatse šelfiala indikaator. Siiski näib, et kihistu või läbilõike ostrakoodikoosluse iseloomustamiseks ei ole sugukondade suhted informatiivsed, sest ei kajasta isendite rohkest.

Vormsi lademe ostrakoodide mitmekesisuse trend on kooskõlas Banderi ja Beckeri (1975) mudeliga, mille järgi on diversiteet suurim madalaveelisemates läbilõigetes ning langed sügavaveelisemate läbilõigete suunas. Vormsi lademe ja Beckeri (1971) mudelil on ostrakoodide diversiteedi trendid teadmata põhjustel vastupidised. Vormsi lademe mudel täiendab Bretzky ja Lorenzi (1970) paleoökoloogilist mudelit, täpsustades, et kuigi karbonaatsel šelfil madala vee-energia tingimustes on ostrakoodide diversiteet kõrge, kahaneb see korrelatsioonis sügavusega.

Koja ümaruse suurenemine fatsiaalsel gradiendil on vähemalt Vormsi lademes tugevas seoses terasuuruse vähenemisega. Tulemused ei ole kooskõlas Bensoni (1961) tööga, mille järgi levivad jämedateralisemas settes ümaramad liigid ning peeneteralisemas settes piklikumad liigid.

Vormsi lademes esinevad valdavalt ampleetse või peaaegu ampleetse kojaga ostrakoodid ning suhteliselt harvaesinevad prepleetse ja postpleetse kojaga liigid levivad vaid madalaveelisemates faatsiestes.

Ostrakoodide koja kumerus on Vormsi lademe madalaveelisemates piirkonnas laialt varieeruv, kuid sügavaveelisemates piirkondades on enamuses mõõduka koja kumerusega liigid.

Profiilil ilmneb trend, kus madalaveelisemates faatsiestes levivad valdavalt sileda koja pinnaga liigid ning sügavaveelisemas faatsiestes valdavalt jämedamustrilise kojaga liigid – seda ka mitte-podokopiididest ostrakoodide puhul. Fatsiaalsel gradiendil muutub ostrakoodide koja ornamentika siledast kõbruliseks ning seejärel punkteerituks. Tulemused on selges vastuolus kõikide varasemate teadmistega ostrakoodide koja skulptuuri muutustest fatsiaalsel gradiendil, kuid tuleb märkida, et Vormsi lademes puuduvad kõrge vee-energia tingimustes tekkinud setendid.

Vormsi lademe madalaveelisemates faatsiestes levivad valdavalt ogadeta liigid ning vähesel määral leidub ka ornamentaalsete ogadega liike. Sügavaveelisemas faatsiestes domineerivad valdavalt struktuursete ogadega liigid. Varasemates töodes ei ole ogade tüüpe eristatud, kuid eeldusel, et Bandel ja Becker (1975) viitasid struktuursetele ogadele ning Benson (1961) ornamentaalsetele ogadele, on Vormsi lademe ostrakoodide koja ogalisuse levikumudel varasematega kooskõlas. Ilmselt oli struktuursetel ogadel füsioloogiline funktsioon (Henningsmoen, 1965) ning ornamentaalsetel ogadel koda tugevdav funktsioon (Benson, 1961).

Paleokopiidide dimorfismi mitmekesisus ning dimorfsete liikide esinemisagedus vähenevad fatsiaalsel gradiendil kuni dimorfismi kadumiseni profiili sügavaveeliseimas osas.

Madalaveeliseimas faatsieses on paleokopiidide keskvaio morfoloogia heterogeenne, keskmise sügavusega faatsieses levivad peaaegu ainult sügava keskvaoga ostrakoodid ning sügavaveelisemas faatsieses esinevad peaaegu ainult madala keskvaoga ostrakoodid. Võrdlemisi haruldaste keskvaota paleokopiidide levik piirdub madalaveelisemate läbilõigetega.

Kõik kirjeldatud morfoloogiliste tunnuste muutuste trendid fatsiaalsel gradiendil kehtivad ainult Vormsi lademe kohta, mistõttu käesoleva töö andmed ei võimalda piisava usaldusväärsusega kogu Vara-Paleosoikumi keskkonnaparametreid interpreteerida. Selleks,

et teha suuremaid üldistusi, on eelnevalt tarvis välja selgitada tööst selgunud mitmete morfoloogiliste tunnuste muutused fatsiaalse gradiendi suunal ka teistes lademetes.

8. Morphology of ostracodes of the Vormsi stage along the facies gradient

This paper examines the morphological features of the diverse and abundant ostracode fauna of the Vormsi Stage in Estonia along the facies gradient, with an objective to find correlation between the changes of certain morphological features and the parameters of the palaeoenvironment. For the first time, changes in the roundness, shape, convexity, and spinosity of ostracode carapace, paleocope dimorphism and morphology of the main sulcus of paleocopes are analysed quantitatively along facies gradient. In addition, changes in the sculpture and ornamentation of the carapace surface along facies gradient are analysed and taxonomic structure of individuals of ostracods is summarized.

Most of the ostracods of the Vormsi stage are podocopids. The taxonomic groups following podocopids in the number of individuals in descending order are paleocopines, binodicopines, and leiocopids. According to the present work and the work by Meidla, 1996, the greatest species richness is observed among podocopids and paleocopines. According to Vannier and his co-authors (Vannier et al., 1989), the Ordovician rocks are dominated by species of paleocopines and binodicopines. The cause of this taxonomic difference is unclear and points to the need for further research. The ratio of paleocopine and binodicopine families in the Vormsi stage is 2:1, exactly like it is reported to be characteristic of a carbonate shelf basin, according to Vannier and his co-authors (ibid.). However, it seems that the ratio of families is not an informative characteristic for describing the ostracode community in a formation or on a profile because it does not consider the abundance of individuals.

The trend in ostracode diversity in the Vormsi stage was consistent with the model of Bandel and Becker (1975) which stated that diversity is the greatest in shallow-water conditions and drops towards deeper areas. For unknown reasons, Becker points at an opposite trend in the diversity of ostracods in one of his earlier papers (Becker, 1971). Our results complement the paleoecological model of Bretzky and Lorenz (1970), specifying that the diversity of ostracods is indeed high in low-energy environments of the carbonate shelf and decreases with increasing depth.

The roundness of an ostracode carapace was in a strong negative correlation with grain size, meaning that the roundness of the shell increases with decreasing grain size along facies gradient in the Vormsi Stage. The results are not consistent with the work of Benson (1961), who states that species with rounder carapaces occur in coarser sediments and species with more elongate carapaces occur in finer sediments.

Most of the ostracods of the Vormsi Stage had amplete or almost amplete outline of the carapace. Relatively rare species with preplete and postplete carapaces are related to more shallow-water facies.

The convexity of the ostracode carapace in the more shallow-water areas was widely varied in the Vormsi Stage, whilst most of the carapaces were mostly of moderate convexity in deeper-water sediments.

The profile showed a trend of change in sculpture of the valve surface, the more shallow-water facies being predominantly characterized by ostracods with smooth valves and coarse valve surface was predominantly characteristic of the more offshore facies. The trend also applied to the non-podocopids alone. The ornamentation of the ostracode valve surface along facies gradient changed from smooth to tuberculate, and then to punctate. The results contradict with all previous knowledge about the sculpture-facies relationships in ostracods, although nearshore highest-energy sediments are not preserved in the Vormsi Stage.

The more shallow-water facies of the Vormsi Stage was dominated by spineless species, although some species holding ornamental spines did also occur. The deeper facies was dominated by species bearing structural spines. The structural and ornamental spines were not distinguished in previous works, but presuming that Bandel and Becker (1975) referred to structural spines and Benson (1961) to ornamental spines, the distribution pattern of carapace spinosity in the Vormsi Stage is consistent with earlier data. Presumably, structural spines had a physiological function (Henningsmoen, 1965), while ornamental spines strengthened the carapace in dynamic environments (Benson, 1961).

The diversity of the dimorphism in paleocopids and the occurrence of dimorphic species decreased along the facies gradient, until the disappearance of dimorphism in the deepest part of the profile.

The morphology of the main sulcus (S2) in paleocopids was widely varied in the shallow-water facies. The facies of medium water depth was almost exclusively occupied by

ostracodes with a deep main sulcus and the deeper-water facies predominantly yielded ostracods with a low main sulcus. The distribution of relatively rare non-sulcate paleocopids was limited to more shallow-water areas.

The described changes of morphological features along the facies gradient apply today to the Vormsi Stage only and the conclusions could not be applied to the whole Paleozoic succession without comparing the results with data from other stratigraphic units.

Tänuavaldused

Professor Tõnu Meidla on käesolevasse töösse panustanud aega ning teadmisi, siinkirjutajat suunates, juhendades ning parandades. Seetõttu kuulub talle minu suur ja siiras tänu.

Lisaks soovin tänada Carl-Christian Frey'd tema abi eest visuaalsete lahenduste loomisel.

9. Viited

- Abushik, A. and Sarv, L., 1983. Ostracodes from the Molodova Stage of Podolia. In: Klamann, E. (ed.), *Palaeontology of the Early Palaeozoic of the East Baltic and Podolia*. Valgus, Tallinn, 101–134. [vene keeles]
- Bandel, K. and Becker, G., 1975. Ostracoden aus paläozoischen pelagischen Kalken der Karnischen Alpen (Silurium bis Unterkarbon). *Senckenbergiana lethaea*. Frankfurt am Main, **56**, 1–83.
- Becker, G., 2005. Functional morphology of Palaeozoic ostracods: phylogenetic implications. *Hydrobiologia*, **538**, 23–53.
- Becker, G., 2000. Progress in mid Palaeozoic palaeoceanographical studies from Ostracoda— from local to global importance (a review). *Senckenbergiana Lethaea*, **80**, 555–566.
- Becker, G., 1971. Paleocology of Middle Devonian ostracods from the Eifel region, Germany. Paléocologie des Ostracodes. *Bulletin du Centre de Recherches Pau-SNPA*, **5**, 801–816.
- Benson, R. H., 1961. Ecology of ostracode assemblages. In: Moore, R. C., Pitrat, C. W. (eds.), *Treatise on Invertebrate Paleontology: Part Q. Arthropoda 3, Crustacea, Ostracoda*, Geological Society of America. University of Kansas Press, New York, 56–63.
- Bretsky, P. W. and Lorenz, D. M., 1970. Adaptive response to environmental stability: a unifying concept in paleoecology. *Proceedings of the North American Paleontological Convention*, E. Allen Press, Lawrence, Kansas, 522–550.
- Calner, M., Lehnert, O. and Nölvak, J., 2010. Palaeokarst evidence for widespread regression and subaerial exposure in the middle Katian (Upper Ordovician) of Baltoscandia: Significance for global climate. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleocology*, **296**, 235–247. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.11.028>
- Cocks, L. R. M. and Torsvik, T. H., 2002. Earth geography from 500 to 400 million years ago: a faunal and palaeomagnetic review. *Journal of the Geological Society*, **159**, 631–644.
- Gailīte, L. K., 1975. Ostracoda from the Middle and Upper Ordovician boundary in West Latvia. In: Grigelis, A. A. (ed.), *The Fauna and Stratigraphy of Paleozoic of Baltic and Byelorussia*. Mintis, Vilnius, 59–67. [vene keeles]
- Gailīte, L. K., 1971. Ostracods of the family Bollidae Bouček of the Ordovician of Latvia. *Paleontologia i Stratigrafia Pribaltiki i Belorussii*, **3**, Vilnius (Mintis), 37–50. [vene keeles]
- Henningsmoen, G., 1965. On certain features of palaeocene ostracodes. *Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar*, **86**, 329–394.
- Henningsmoen, G., 1954. Upper Ordovician ostracods from the Oslo region, Norway. *Norsk Geologisk Tidsskrift*, **33**, 69–108.
- Henningsmoen, G., 1948. The Tretaspis series of the Kullatorp core. In: Waern, B., Thorslund, P., and Henningsmoen, G. (eds). Deep Boring through Ordovician and Silurian Strata at Kinnekulle, Västergötland. *Bulletin of the Geological Institute of the University of Uppsala*, 374–432.
- Hints, L. and Meidla, T., 1997. Vormsi Stage. In: Raukas, A. & Teedumäe, A. (eds). *Geology and Mineral Resources of Estonia*. Estonian Academy Publishers, Tallinn, 81–82.
- Jaanusson, V., 1966. Ordovician ostracodes with supravellar antra. *The Bulletin of the Geological Institutions of the University of Uppsala*, **66**, 1–30.
- Jaanusson, V., 1957. Middle Ordovician ostracodes of central and southern Sweden. *Bulletin of the Geological Institutions of the University of Uppsala*, **37**, 1–442.
- Jaanusson, V., 1944. Übersicht der Stratigraphie der Lyckholm-Komplexstufe. *Bulletin de la Commission Geologique de Finlande*, **132**, 92–100.

- Kesling, R. V., 1951. The morphology ostracod molt stages. *Illinois Biological Monographs*, **21**, 1–126.
- Krause, A., 1892. Neue Ostracoden aus märkischen Silurgeschieben. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, **44**, 383–399.
- Krause, A., 1891. Beitrag zur Kenntnis der Ostrakoden-Fauna in silurischen Diluvialgeschieben. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft*, **43**, 488–521.
- Männik, P., 1992. *Upper Ordovician and lower Silurian conodonts in Estonia*. [A dissertation for the Doctor's Degree in geological and mineralogical Sciences] Tartu Ülikool, **1**, 1–50 [käikiri]
- Männil, R. and Meidla, T., 1994. The Ordovician System of the East European Platform (Estonia, Latvia, Lithuania, Byelorussia, parts of Russia, the Ukraine and Moldova). *International Union of Geological Sciences Publication*, **28**, 1–52.
- Meidla, T., 1996. Late Ordovician ostracodes of Estonia. *Fossilia Baltica*, **2**, 1–222.
- Meidla, T., 1993. The ostracode genus *Longiscula* Neckaja, 1958 in the Ordovician of East Baltic. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **188**, 289–303.
- Meidla, T., 1983. Ostrakodid pöranichnih sloev vormsiskogo i pürguskogo gorizontov v Zapadnoj Estonii. *Eesti NSV Teaduste Akadeemia Toimetised. Geoloogia*, **32**, 53–59.
- Meidla, T., Ainsaar, L. and Hints, O., 2014. The Ordovician System in Estonia. In: Bauert, H., Männil, R., 1958. Trilobites of the families Cheiruridae and Encrinuridae from Estonia. *ENSU Teaduste Akadeemia Geoloogia Instituudi Uurimused*, **3**, 165–212. [vene keeles]
- Hints, O., Meidla, T. and Männik, P. (eds). 4th Annual Meeting of IGCP 591, Estonia, 10–19 June 2014. Abstracts and Field Guide. University of Tartu, Tartu, 118.
- Munnecke, A., Calner, M., Harper, D. A. T., Servais, T., 2010. Ordovician and Silurian sea–water chemistry, sea level, and climate: A synopsis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **296**, 389–413. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.08.001>
- Neckaja, A. I., 1966. Ostracodes of the Ordovician and Silurian deposits of the USSR (Families Schmidellidae, Rectellidae, Longisculidae and some new species from other families), *Proceedings of VNIGRI, Leningrad*, **251**, 1–103. [vene keeles]
- Neckaja, A. I., 1960. New Palaeozoic ostracods of the Russian and Siberian Platforms, the Urals and Pechora Plateau. In: Abushik, A. F., Ivanova, V.A., Kochetkova, N. M., Martinova, G. P. (eds). *New Species of Ancient Plants and Invertebrates of the USSR*, 2. Moscow, 280–366. [vene keeles]
- Neckaja, A. I., 1958. New species and genera of ostracodes of the Ordovician and Silurian of the Russian platform: Mikrofauna SSSR, 9. *Proceedings of VNIGRI, Leningrad*, **115**, 349–373. [vene keeles]
- Neckaja, A.I., 1952. New ostracode species from the Ordovician strata of the northwestern part of the Russian Platform: Mikrofauna SSSR, 5. *Proceedings of VNIGRI, Leningrad - Moskva*, **60**, 217–232. [vene keeles]
- Nestor, H. and Einasto, R., 1997. Ordovician and Silurian carbonate sedimentation basin. In: Raukas, A. & Teedumäe, A. (eds). *Geology and Mineral Resources of Estonia*. Tallinn, 192–204.
- Oraspõld, A., 1982. Lithological characterisation of the boundary beds of the Vormsi and Põrgu stages in Central Estonia. *Acta et Commentationes Universitatis Tartuensis (Tõid Geoloogia Alalt, VIII)*, **527**, 75–90. [vene keeles]
- Põlma, L., 1982. *Comparative lithology of the Ordovician carbonate rocks in the northern and middle East Baltic*. Valgus, Tallinn. [vene keeles]

- Pranskevičius, A., 1972. *South Baltic silurian ostracoda*, *Transactions of the Lithuanian Scientific-Research Geological Survey Institute*. Vilnius (Mintis), **15**, 1–280. [vene keeles]
- Rõõmusoks, A., 1983. *Eesti aluspõhja geoloogia*. Valgus, Tallinn.
- Rõõmusoks, A., 1967. *Stratigraphiya viruskoj i har' juskoj serij (ordovik) Severnoj Estonii. Dissertatsiya na soiskanie uchenoj stepeni doktora geologo-mineralogicheskikh nauk* [A dissertation for the Doctor's Degree in geological and mineralogical Sciences]. Manuscript, Moscow - Tartu. [käsikiri] [vene keeles]
- Rõõmusoks, A., Loog, A. ja Oraspõld, A., 1982. Aluspõhja kivimite litostratigraafia ja mineraloogia. *Tartuskij gosudarstvennyj universitet*. [vene keeles]
- Sadler, P. M. and Cooper, R. A., 2004. Calibration of the Ordovician timescale. In: Webby, B. D., Paris, F., Droser, M. L. and Percival, I. G. (eds.). *The Great Ordovician Biodiversification Event*. Columbia University Press, 48–51.
- Salas, M. J., Vannier, J. and Williams, M., 2007. Early Ordovician ostracods from Argentina: their bearing on the origin of binodicope and palaeocope clades. *Journal of Paleontology*, **81**, 1384–1395.
- Sarv, L., 1963. New ostracodes from the Ordovician of East Baltic. *ENSV Teaduste Akadeemia Geoloogia Instituudi Uurimused*, **13**, 161–188. [vene keeles]
- Sarv, L., 1962. Ostracods from the Porkuni Stage and Llandovery of Estonia. *Eesti NSV Teaduste Akadeemia Geoloogia Instituudi Uurimused*, **9**, 95–141. [vene keeles]
- Sarv, L., Meidla, T., 1984. Ostracod distribution pattern in the Ordovician-Silurian boundary beds of the North East Baltic. *VINITI*, No. 3813-3814, Tallinn, 1–21. [vene keeles]
- Sarv, L. I., 1959. *Ordovician ostracods in the Estonian SSR. Eesti NSV Teaduste Akadeemia Geoloogia Instituudi Uurimused*, **4**, 1–206. [vene keeles]
- Schallreuter, R., 1968a. Ordovizische Podocopida (Ostracoda): Beecherellidae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **131**, 82–97.
- Schallreuter, R., 1968b. Zur taxonomie und phylogenie der Eridostraca (Ostracoda). *Paläontologische Zeitschrift*, **42**, 105–119.
- Schallreuter, R., 1969. Neue Ostrakoden aus ordovizischen Geschieben (III). *Geologie*, **18**, 344–357.
- Schallreuter, R., 1971. Asymmetrische ordovizische Ostrakoden. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, **4**, 249–260.
- Schallreuter, R., 1972. Vier neue Arten der Ostrakodenfamilie Rectellidae. *Zoologischer Anzeiger*, Leipzig, **188**, 254–260.
- Schallreuter, R., 1975. Ostrakoden aus Öjlemyrgeschieben (Ordoviz) II. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **150**, 270–293.
- Schallreuter, R., 1984. Geschiebe-Ostrakoden I, *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **169**, 1–40.
- Schallreuter, R., 1987. Geschiebe-Ostrakoden II, *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **174**, 22–53.
- Schallreuter, R., Krůta, M. and Marek, L., 1996. Ordovician (Dobrotivá Formation) ostracodes and trilobites from Ejpovice (Bohemia) and their relations to faunas of northern and western Europe. *Paläontologisches Zeitschrift*, **70**, 439–460. <https://doi.org/10.1007/BF02988084>
- Schmidt, F., 1858. Untersuchungen über die silurische Formation von Ehstland, Nord-Livland und Oesel. *Archiv für die Naturkunde Liv-, Ehst- und Kurlands*, Dorpat, **2**, 1–248.
- Sepkoski, J. J., 1981. A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record. *Paleobiology*, **7**, 36–53.

- Sidaravičiene, N., 1971. New Ostracoda from Middle and Upper Ordovician of Lithuania. In: Grigelis, A. A. (ed.). *Palaeontology and Stratigraphy of the Baltic and the Byelorussia*. Vilnius (Mintis), **3**, 23–36. [vene keeles]
- Sidaravičiene, N., 1975. New Ordovician ostracoda of South Baltic area. In: Grigelis, A. A. (ed.). *The Fauna and Stratigraphy of Paleozoic and Mesozoic of Baltic and Byelorussia*. Vilnius (Mintis), 21–43. [vene keeles]
- Sidaravičiene, N., 1992. *Ordovician ostracodes of Lithuania*. Lithuanian Institute of Geology, Vilnius, 1–251. [vene keeles]
- Simpson, E. H., 1949. Measurement of diversity. *Nature*, **163**, 688.
- Siveter, D. J., 2008. Ostracods in the Palaeozoic? *Senckenbergiana Lethaea*, **88**, 1–9.
- Steusloff, A., 1895. Neue Ostrakoden aus Diluvialgeschieben von Neu-Brandenburg. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, **46**, 775–787.
- Struve, W., 1963. Das Korallen-Meer der Eifel vor 300 Millionen Jahren–Funde, Deutungen, Probleme. *Natur und Museum*, **93**, 237–276.
- Struve, W., 1961. Das Eifeler Korallen-Meer. *Der Aufschluss Sonderheft*, **10**, 81–107.
- Stumbur, H., 1956. About the ostracode fauna of Porkuni stage of Estonia, *Tartu Riikliku Ülikooli Toimetised*, Tallinn, **42**, 186–194. [vene keeles]
- Tinn, O. and Meidla, T., 2004. Phylogenetic relationships of Early–Middle Ordovician ostracods of Baltoscandia. *Palaeontology*, **47**, 199–221. <https://doi.org/10.1111/j.0031-0239.2004.00369.x>
- Ulrich, E. O., 1894. The Lower Silurian Ostracoda of Minnesota. *Geological and Natural History Society of Minnesota (Palaeontology)*, **3**, 629–693.
- Vannier, J. M., Siveter, D. J., Schallreuter, R. E., L., 1989. The composition and palaeogeographical significance of the Ordovician ostracode faunas of southern Britain, Baltoscandia, and Ibero-Armorica. *Palaeontology*, **32**, 163–222.
- Williams, M., Floyd, J. D., Salas, M. J., Siveter, D. J., Stone, P. and Vannier, J. M. C., 2003. Patterns of ostracod migration for the ‘North Atlantic’ region during the Ordovician. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **195**, 193–228. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(03\)00308-0](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(03)00308-0)
- Williams, M., Siveter, D. J., Salas, M. J., Vannier, J., Popov, L. E. and Pour, M. G., 2008. The earliest ostracods: the geological evidence. *Senckenbergiana Lethaea*, **88**, 11–21.
- Wright, A.D., 1968. Brachiopod *Dicoelosia biloba* (Linnaeus) and related species. *Arkiv fur Zoologi*, **20**, 261.
- Öpik, A. A., 1937. Ostracoda from the Ordovician Uhaku and Kukruse formations of Estonia. *Loodusuurijate Seltsi Aruanded*, **43**, 1–70. [vene keeles]

10. Elektroonilised materjalid

- Encyclopaedia Britannica, 8th ed., s.v. "Internet." Chicago: Encyclopaedia Britannica, 2009.
<http://www.britannica.com/articles/id=2533> (kasutatud 01. juuni, 2019).
- WoRMS Editorial Board (2019). World Register of Marine Species. Available from
<http://www.marinespecies.org> at VLIZ. (kasutatud 01. juuni, 2019) doi:10.14284/170

11. Lisa. Analüüsitud liikide süstemaatika

Selts	Alamselts	Ülemsugukond	Sugukond	Liik
Eridostraca	?	?	Eridoconchidae	<i>Cryptophyllus gutta</i> (Schallreuter, 1968b)
Leiocopida	Leiocopa	Aparchitoidea	Aparchitidae	<i>Ahlintella ? marginata</i> (Sidaravičiene, 1975)
Leiocopida	Leiocopa	Aparchitoidea	Aparchitidae	<i>Baltonotella ledaia</i> Sidaravičiene, 1975
Leiocopida	Leiocopa	Aparchitoidea	Aparchitidae	<i>Baltonotella limbata</i> Sidaravičiene, 1975
Leiocopida	Leiocopa	Aparchitoidea	Aparchitidae	<i>Baltonotella mistica</i> Sidaravičiene, 1992
Leiocopida	Paraparchitocopa	Paraparchitoidea	Jaanussoniidae	<i>Hemeaschmidtella exula</i> Schallreuter, 1971
Leiocopida	Paraparchitocopa	Paraparchitoidea	Jaanussoniidae	<i>Hemiaechminoides rossica</i> Neckaja, 1966
Palaeocopida	?	?	?	<i>Estonaceratella estona</i> (Sarv, 1962)
Palaeocopida	?	?	?	<i>Gotlandina erratica</i> Schallreuter, 1968
Palaeocopida	Binodicopina	Aechminoidea	Circulinidae	<i>Arpaschmidtella abnormis</i> (Sidaravičiene, 1975)
Palaeocopida	Binodicopina	Aechminoidea	Spinigeritidae	<i>Pseudoancora parovina</i> (Sidaravičiene, 1975)
Palaeocopida	Binodicopina	Drepanelloidea	Bolliidae	<i>Klimphores holdrensis</i> Gailite, 1971
Palaeocopida	Binodicopina	Drepanelloidea	Bolliidae	<i>Parphores fastigatus</i> Schallreuter, 1969
Palaeocopida	Binodicopina	Drepanelloidea	Bolliidae	<i>Ulrichia lauta</i> Gailite, 1971
Palaeocopida	Binodicopina	Drepanelloidea	Bolliidae	<i>Warthinia minuta</i> Gailite, 1971
Palaeocopida	Binodicopina	Drepanelloidea	Drepanellidae	<i>Kinnekullea thorslundi</i> Henningsmoen, 1948
Palaeocopida	Palaeocopina	Eurychilinoidea	Eurychilinidae	<i>Piretella acmaea</i> Öpik, 1937
Palaeocopida	Palaeocopina	Eurychilinoidea	Oepikellidae	<i>Ampletochilina trapezoidea</i> Schallreuter, 1969
Palaeocopida	Palaeocopina	Eurychilinoidea	Oepikellidae	<i>Cystomatochilina umbonata</i> (Krause, 1892)
Palaeocopida	Palaeocopina	Eurychilinoidea	Oepikellidae	<i>Oepikella luminosa</i> Sarv, 1959
Palaeocopida	Palaeocopina	Eurychilinoidea	Oepikellidae	<i>Platybolbina orbiculata</i> Sarv, 1959
Palaeocopida	Palaeocopina	Eurychilinoidea	Oepikellidae	<i>Platybolbina tiara</i> Henningsmoen, 1954

Selts	Alamselts	Ülemsugukond	Sugukond	Liik
Palaeocopida	Palaeocopina	Hollinoidea	Bolbinidae	<i>Bolbina major</i> (Krause, 1892)
Palaeocopida	Palaeocopina	Hollinoidea	Bolbinidae	<i>Bolbina saxbya</i> Meidla, 1983
Palaeocopida	Palaeocopina	Hollinoidea	Ctenonotellidae	<i>Rakverella</i> ? sp. n. Meidla, 1996
Palaeocopida	Palaeocopina	Hollinoidea	Euprimitiidae	<i>Gryphiswaldensia wilnoiensis</i> Neckaja, 1952
Palaeocopida	Palaeocopina	Hollinoidea	Hithidae	<i>Brevibolbina dimorpha altonodosa</i> Sarv, 1959
Palaeocopida	Palaeocopina	Hollinoidea	Hithidae	<i>Distobolbina nabalaensis</i> Sarv, 1959
Palaeocopida	Palaeocopina	Hollinoidea	Hithidae	<i>Distobolbina tuberculata</i> (Henningsmoen, 1954)
Palaeocopida	Palaeocopina	Hollinoidea	Hollinidae	<i>Grammolomatella vestrogothica</i> Henningsmoen, 1948
Palaeocopida	Palaeocopina	Hollinoidea	Tetradellidae	<i>Airina cornuta</i> (Neckaja, 1958)
Palaeocopida	Palaeocopina	Hollinoidea	Tetradellidae	<i>Concavhithis nebeni</i> Schallreuter, 1975
Palaeocopida	Palaeocopina	Hollinoidea	Tetradellidae	<i>Consonopsis litwiensis</i> (Neckaja, 1952)
Palaeocopida	Palaeocopina	Hollinoidea	Tetradellidae	<i>Disulcina minata</i> Sidaravičiene, 1971
Palaeocopida	Palaeocopina	Hollinoidea	Tetradellidae	<i>Foramenella parkis</i> (Neckaja, 1952)
Palaeocopida	Palaeocopina	Hollinoidea	Tetradellidae	<i>Kiesowia regalis</i> (Neckaja, 1952)
Palaeocopida	Palaeocopina	Hollinoidea	Tetradellidae	<i>Loculibolbina primitiva</i> (Sarv, 1962)
Palaeocopida	Palaeocopina	Hollinoidea	Tetradellidae	<i>Seviculina</i> sp. n. Meidla, 1996
Palaeocopida	Palaeocopina	Hollinoidea	Tetradellidae	<i>Sigmobolbina camarota</i> Jaanusson, 1966
Palaeocopida	Palaeocopina	Hollinoidea	Tetradellidae	<i>Sigmobolbina kolkaensis</i> Gailīte, 1975
Palaeocopida	Palaeocopina	Hollinoidea	Tetradellidae	<i>Tetradella egorowi</i> Neckaja, 1952
Palaeocopida	Palaeocopina	Hollinoidea	Tetradellidae	<i>Tetradella pulchra</i> Neckaja, 1952
Palaeocopida	Palaeocopina	Hollinoidea	Tetradellidae	<i>Vittella invasa</i> Sidaravičiene, 1975
Palaeocopida	Palaeocopina	Hollinoidea	Tvaerenellidae	<i>Eoaquapulex frequens</i> (Steusloff, 1895)
Palaeocopida	Palaeocopina	Hollinoidea	Tvaerenellidae	<i>Euprimites kahalaensis</i> Sarv, 1963

Selts	Alamselts	Ülemsugukond	Sugukond	Liik
Palaeocopida	Palaeocopina	Hollinoidea	Tvaerenellidae	<i>Tvaerenella expedita</i> Sarv, 1959
Palaeocopida	Palaeocopina	Hollinoidea	Tvaerenellidae	<i>Tvaerenella longa pretiosa</i> Sarv, 1959
Palaeocopida	Palaeocopina	Hollinoidea	Tvaerenellidae	<i>Uhakiella curta</i> Sidarivičiene, 1975
Podocopida	Metacopina	Thlipsuroidea	Thlipsuriidae	<i>Olbianella fabacea</i> Pranskevičius, 1972
Podocopida	Platycopina	Kloedenelloidea	Leperditellidae	<i>Leperditella brachynotos</i> (Schmidt, 1858)
Podocopida	Platycopina	Kloedenelloidea	Monotiopleuridae	<i>Primitiella</i> ? sp. Ulrich, 1894
Podocopida	Podocopina	?	?	<i>Brevantia brevis</i> Meidla, 1996
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Bairdiocyprididae	<i>Bairdiocypris indeterminatus</i> Pranskevičius, 1972
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Bairdiocyprididae	<i>Silenis</i> ? sp. n. Meidla, 1996
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Krausellidae	<i>Cadmea</i> sp. Pranskevičius, 1972
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Krausellidae	<i>Dagoerayella elongata</i> (Meidla, 1983)
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Krausellidae	<i>Estoniosylthere cristata</i> Meidla, 1996
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Krausellidae	<i>Krauseloides</i> ? sp. n. Meidla, 1996
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Krausellidae	<i>Pseudorayella concinna</i> Neckaja, 1960
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Krausellidae	<i>Reversocypris</i> ? <i>nabalaensis</i> Meidla, 1996
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Krausellidae	<i>Revisylthere breviclastrum</i> Schallreuter, 1968
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Longisculidae	<i>Longiscula perfecta</i> Meidla, 1993
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Longisculidae	<i>Longiscula porrecta</i> Stumbur in Meidla 1993
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Longisculidae	<i>Longiscula tersa</i> (Neckaja, 1966)
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Longisculidae	<i>Pullvillites laevis</i> Abushik and Sarv, 1983
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Longisculidae	<i>Pullvillites rostratus</i> (Krause, 1891)
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Pachydomellidae	<i>Daleiella admiranda</i> Meidla, 1996
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Pachydomellidae	<i>Microcheilinella lubrica</i> (Stumbur, 1956)

Selts	Alamselts	Ülemsugukond	Sugukond	Liik
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Rectellidae	<i>Rectella carinaspinata</i> Schallreuter, 1972
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Rectellidae	<i>Rectella nais</i> Neckaja, 1958
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Rectellidae	<i>Rectella romboformis</i> Neckaja, 1966
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Steusloffinidae	<i>Crucicornina</i> sp. Schallreuter, 1984
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Steusloffinidae	<i>Kroemmelbeinia spina</i> Schallreuter, 1969
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Steusloffinidae	<i>Medianella blidenensis</i> (Gailīte, 1975)
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Steusloffinidae	<i>Medianella intecta</i> (Stumbur, 1956)
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Steusloffinidae	<i>Medianella longa</i> (Stumbur, 1956)
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Steusloffinidae	<i>Steusloffina cuneata</i> (Steusloff, 1895)
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Steusloffinidae	<i>Steusloffina dilatata</i> Meidla, 1983
Podocopida	Podocopina	Bairdiocypridoidea	Steusloffinidae	<i>Steusloffina</i> ? sp. 3 Meidla, 1996
Podocopida	Podocopina	Bairdioidea	Bairdiidae	<i>Bairdia</i> ? <i>iocus</i> Schallreuter, 1987

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Stefi Guitor,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „**Vormsi lademe ostrakoodide morfoloogia fatsiaalsel gradiendil**“, mille juhendaja on Tõnu Meidla, reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 3.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Stefi Guitor

01.06.2019